АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

ACTA INSTITUTI BOTANICI NOMINE V. KOMAROVII ACADEMIAE SCIENTIARUM UNIONIS RERUMPUBLICARUM SOVETICARUM SOCIALISTICARUM

SERIES II, 1953

PLANTAE CRYPTOGAMAE

a prof. V. P. Savicz redactae

FASC. VIII

TYPIS ET IMPENSIS ACADEMIAE SCIENTIARUM URSS
MOSQUA · MCMLIII · LENINGRAD

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, 1953

СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Под редакцией заслуженного деятеля науки РСФСР
проф. В. П. Савича

ВЫПУСК 8

Ботанический институт Академии Наук СССР
ОТДЕЛ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ
Ленинград
Песочная 2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · 1953 · ЛЕНИНГРАД

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

Е. К. КОСИНСКАЯ

ДЕСМИДИЕВЫЕ, МЕЗОТЕНИЕВЫЕ И ГОНАТОЗИГОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ОКРЕСТНОСТЕЙ г. ВАЛДАЯ (МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ВОДОРОСЛЕЙ СССР)

Летом 1936 г., по поручению Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Акад. Наук СССР, нами были произведены в окрестностях г. Валдая сборы десмидиевых, мезотениевых и гонатозиговых водорослей, в целях пополнения сведений об этих группах растений.

Сбор материала производился главным образом в районе деревень Нерцы (расположенной приблизительно в 10 километрах от г. Валдая) и Ватцы, а также в ближайших к ним местностях, причем особое внимание было обращено на сфагновые болота и торфяные озерки и озера, которыми так богата Валдайская возвышенность и которые являются наиболее благоприятными для десмидиевых.

Всего было собрано 75 проб из следующих местонахождений: из озер Гусиное, Нерцы (окрестн. дер. Нерцы), Среднее и Патрушиха (окрестн. дер. Ватцы), Ильменок, а также из озерков Белое, Поганка, Совенок и из маленького озерка на берегу озера Нерцы. Кроме того, были исследованы сфагновые болота: Красковское, «Белый мох» (расположенное между деревнями Ватцы и Ильюшино), Ивановское у озера Гусиного и небольшое сфагновое болотце в Святушине, находящееся на лесистом берегу озера Нерцы. Было взято также несколько проб из Быкова ручья, впадающего в озеро Нерцы, и из безымянных ручья и речки, впадающих в озеро Среднее.

В результате обработки материала нами были определены 263 вида и формы вышеуказанных групп водорослей, среди которых оказались новыми для науки следующие разновидности и форма: 1) *Closterium angustatum* Kütz. var. *gracile* Kossinsk., 2) *Euastrum gemmatum* Bréb. var. *alatum* Kossinsk., 3) *Micrasterias papillifera* Bréb. var. *valdajensis* Kossinsk., 4) *Staurastrum aversum* Lund. var. *inflatum* Kossinsk., 5) *Staurastrum quadrispinatum* Turn. f. *minus* Kossinsk.[1]

Был также встречен целый ряд интересных и редких форм, как, например: *Penium margaritaceum* (Ehrenb.) Bréb. var. *elongatum* Klebs, *Euastrum binale* (Turp.) Ehrenb. f. *hians* West, *Euastrum validum* W. et G. West var. *glabrum* Krieg., *Micrasterias crux-melitensis* (Ehrenb.) Hass. var. *Rabenhorstii* (Kirchn.) Krieg., *Cosmarium striolatum* (Näg.)

---

[1] Все перечисленные разновидности и форма опубликованы: Бот. матер. Отд. спор. раст., VI, вып. 1—6, 1949.

Arch., *Xanthidium antilopeum* (Bréb.) Kütz. var. *planum* Roll, *Staurastrum cristatum* (Näg.) Arch., *Staurastrum Wande* Racib. и другие.

Наиболее богатыми по числу видов оказались роды: *Cosmarium* (52 вида, 7 разновидностей и 1 форма), *Staurastrum* (38 видов, 11 разновидностей и 2 формы), *Closterium* (37 видов, 11 разновидностей и 2 формы), *Euastrum* (18 видов, 6 разновидностей и 4 формы) и *Micrasterias* (10 видов и 12 разновидностей). Остальные же роды заключали значительно меньшее количество форм, иногда всего 1, 2.

Были также встречены с зиготами виды: *Closterium attenuatum* Ehrenb. (речка близ озера Среднего), *Euastrum ansatum* Ralfs (сфагновое болото Ивановское), *Cosmarium pseudopyramidatum* Lund. (озеро Гусиное), *Gymnozyga moniliformis* Ehrenb. и *Hyalotheca dissiliens* (Sm.) Bréb. (сфагновое болото Красковское).

MESOTAENIALES

1. **Spirotaenia condensata** Bréb. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 181, tab. 2, fig. 1, 1933.

Длина клеток 115—132 μ, ширина 19.2—21.6 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, и сфагновое болото Ивановское — редко.

2. **Cylindrocystis Brebissonii** Menegh. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 207, tab. 6, fig. 4—7, 1933.

Длина клеток 55.5—60 μ, ширина 18—19.2 μ.

Озеро Среднее, окрестн. дер. Ватцы, в выжимках из мхов и из пузырчатки — очень редко.

3. **Netrium digitus** (Ehrenb.) Itzigs. et Rothe — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 214, tab. 7, fig. 1; tab. 8, fig. 1, 1933.

Длина клеток 156—300 μ, ширина 37.5—72 μ, ширина концов 19.2—33.3 μ.

Сильно распространенный в исследуемом районе вид, нередко встречавшийся в большом количестве. Озера: Гусиное, Нерцовское, Патрушиха и Среднее; озерки: Белое, Поганка и Совенок; сфагновые болота: «Белый мох» и Ивановское; канава на берегу озера Ильменок и устье Быкова ручья.

4. **Netrium digitus** (Ehrenb.) Itzigs. et Rothe var. **lamellosum** (Bréb.) Grönbl. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 219, tab. 7, fig. 6, 1933.

Длина клеток 228—288 μ, ширина 50.4—55.2 μ, ширина концов 26.4—32 μ.

Озеро Гусиное, сфагновый зыбун у берега, в выжимках — очень, очень редко.

5. **Netrium digitus** (Ehrenb.) Itzigs. et Rothe var. **latum** Hustedt — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 217, tab. 8, fig. 3, 1933.

Длина клеток 163.2—172.8 μ, ширина 72—84 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег, и сфагновое болото Ивановское — редко.

6. **Netrium digitus** (Ehrenb.) Itzigs. et Rothe var. **rhomboideum** Grönbl. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 218, tab. 7, fig. 5, 1933.

Длина клеток 168—182.4 μ, ширина 60—64.6 μ, ширина концов 19.2—21.6 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — очень, очень редко.

7. **Netrium interruptum** (Bréb.) Lütkem. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 222, tab. 8, fig. 8, 1933.

Длина клеток 240—255 μ, ширина 40.8—51 μ, ширина концов 21—22.8 μ.

Сфагновое болото Ивановское, выжимки из сфагнов — редко.

8. **Netrium Naegelii** (Bréb.) W. et G. West — West, Monogr. Desmid. I, p. 66, tab. 7, fig. 4, 5, 1904.

Длина клеток 116—120 μ, ширина 31—33.6 μ, ширина концов 16.8 μ. Конечные вакуоли были очень хорошо заметны.

Озеро Гусиное, среди обрастаний стеблей желтых кувшинок. Встречено всего 2 растения.

9. **Netrium oblongum** (De-Bary) Lütkem. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 220, tab. 8, fig. 6, 1933.

Длина клеток 92—120 μ, ширина (24.4)—28.8—33.6 μ. Озерко Совенок — редко; Красковское сфагновое болото, в выжимках из сфагнов — в небольшом количестве; Святушино, небольшое озерко и сфагновое болотце — редко.

10. **Netrium oblongum** (De-Bary) Lütkem. var. **cylindricum** W. et G. West — West, Monogr. Desmid. I, p. 67, tab. 5, fig. 7, 1904; Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 221, tab. 8, fig. 7, 1933.

Длина клеток 112—129 μ, ширина 21—25.5 μ. Несколько бо́льших размеров, чем у Вестов, но вполне подходит к измерениям Кригера.

Озерко Поганка, сфагновый зыбун у берега — в заметном количестве.

GONATOZYGALES

11. **Gonatozygon monotaenium** De-Bary — West, Monogr. Desmid. I, p. 30, tab. 1, fig. 1—7; tab. 5, fig. 5, 1904.

Длина клеток 180—228 μ, ширина 7.5—12—(14.4) μ, ширина концов 9—15.6 μ. От данных Вестов отличается несколько большей шириною клеток и большей шириною их концов.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — очень редко; озеро Патрушиха, в выжимках из мхов и из пузырчатки — редко.

12. **Gonatozygon monotaenium** De-Bary var. **pilosellum** Nordst. — West, Monogr. Desmid. I, p. 31, 1904.

Длина клеток 144—148 μ, ширина 8.3—9.6 μ, ширина концов 9—12 μ, длина шипов около 3 μ.

Озеро Среднее, в маленьком заливчике с топкими сфагновыми берегами, заросшими белокрыльником (*Calla palustris*), — очень редко.

DESMIDIALES

13. **Penium cylindrus** (Ehrenb.) Bréb. — Ролл, род Penium Bréb., стр. 11, табл. 1, фиг. 16, 17, 1935.

Длина клеток 36—42 μ, ширина 10.5—12 μ. Оболочки яркокоричневой окраски.

Сфагновое болото Ивановское, в небольшой лужице — редко.

14. **Penium margaritaceum** (Ehrenb.) Bréb. var. **elongatum** Klebs. — Косинская, Новые и редкие десмидиевые водоросли, стр. 42, табл. 1, фиг. 1, 1949.

Длина клеток 201—228 μ (превышает ширину в 11—13.5 раз), ширина 16.8—18 μ. Оболочки желтоватые или почти совсем бесцветные.

Озеро Патрушиха у самой деревни Ватцы, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — в незначительном количестве.

15. **Penium polymorphum** Perty — Ролл, Род Penium Bréb., стр. 10, табл. 1, фиг. 12, 1935.

Длина клеток 43.2—60 μ, ширина 20.4—24 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — очень, очень редко.

16. **Penium spirostriolatum** Barker — Ролл, Род Penium Bréb., стр. 10, фиг. 27—29, 1935.

Длина клеток 86.4—210 μ, ширина 20.5—22.5 μ, ширина концов 12—15 μ.

Сфагновое болото Ивановское и канава на этом болоте — заметное количество.

17. **Closterium abruptum** W. West — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 211, табл. 1, фиг. 33, 1915.

Длина клеток 136.8—163.2 μ, ширина 14.4—15.6 μ, ширина концов 7.2 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов в сильно прогретой воде — в небольшом количестве; озеро Ильменок, в выжимках из сфагнума — редко.

18. **Closterium abruptum** W. West var. **brevius** W. et G. West — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 211, табл. 1, фиг. 35, 1915.

Длина клеток 96—102 μ, ширина 15 μ, ширина концов 7.2 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — редко.

19. **Closterium acerosum** (Schr.) Ehrenb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 212, табл. 2, фиг. 3, 1915.

Длина клеток 312—390 μ, ширина 26—30 μ, ширина концов 6—7.2 μ.

Озеро Нерцы, в выжимках из пузырчатки — редко; озерко, сфагновое болотце (и лужица на нем) близ озера Нерцы — довольно много; ручеек на болотистом лугу у оз. Среднего — довольно много.

20. **Closterium acerosum** (Schr.) Ehrenb. var. **elongatum** Bréb. f. **michailovskoënse** (Elenk.) Woronich. — Воронихин, Материалы для флоры пресноводных водорослей Кавказа, стр. 61, 1926.

Длина клеток 585—825 μ, ширина 33—42 μ, ширина концов 6—7.2 μ.

Речка на болотистом лугу у озера Среднего — редко.

21. **Closterium angustatum** Kütz. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 222, табл. 4, фиг. 16, 17, 1915.

Длина клеток 304—308 μ, ширина 19.2 μ, ширина концов 13.2 μ.

Сфагновое болото Ивановское, в выжимках из сфагнов — очень редко.

22. **Closterium angustatum** Kütz. var. **gracile** Kossinsk. — Косинская, Новые и редкие десмидиевые водоросли, стр. 42, табл. I, фиг. 2, 1949.

Длина клеток 450—545—564 μ, ширина 18—27—24 μ, ширина концов 10.2 μ. Число ребристых штрихов на оболочке 6.

Озеро Патрушиха, в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег, — в небольшом количестве.

23. **Closterium Archerianum** Cleve — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 216, табл. 4, фиг. 12, 1915.

Длина клеток 213—217.8 μ, ширина 20.4—22.5 μ, ширина концов 5 μ. Число штрихов на оболочке 10.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — редко.

24. **Closterium attenuatum** Ehrenb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 226, табл. 3, фиг. 1, 2, 1915.

Длина клеток 405—420—(490) μ, ширина 34—36—(40.8) μ, ширина концов 6—7.5 μ. Наблюдалось образование зигот, почти шаровидной формы, имевших размеры 81×90 μ.

Район дер. Ватцы: речка, текущая среди осокового болота, и канава с песчаным дном у оз. Среднего — редко.

25. **Closterium calosporum** Wittr. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 190, табл. 1, фиг. 13, 14, 1915.

Длина клеток 103.2—108 μ, ширина 10.8—12 μ, ширина концов 2—2.4 μ.

Сфагновое болото «Белый мох» и канава на сфагновом болоте Ивановском у озера Гусиного — очень, очень редко.

26. **Closterium cornu** Ehrenb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 214, табл. 2, фиг. 19, 1915.

Длина клеток 105—115.8 μ, ширина 6.8—7.2 μ, ширина концов 3—3.4 μ.

Сфагновое болото «Белый мох», около дер. Ватцы — редко.

27. **Closterium costatum** Corda — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 218, табл. 5, фиг. 12, 1915.

Длина клеток 312—360 μ, ширина 37.2—40.8 μ, ширина концов 9.6—10.8 μ. От данных Вестов отличается несколько меньшими размерами.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов — редко.

28. **Closterium cynthia** De-Not. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 217, табл. 4, фиг. 13, 14, 1915.

Длина клеток 96—122.4 μ, ширина 12—16.8 μ, ширина концов 3.6 μ. Число штрихов на оболочке 14. Типичен.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов и из плавающих дерновинок нитчаток — в небольшом количестве.

29. **Closterium dianae** Ehrenb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 192, табл. 1, фиг. 22, 23, 1915.

Длина клеток 316.8—336 μ, ширина 26.4—30 μ, ширина концов 4.8—6 μ. Оболочки бесцветные или слегка окрашенные.

Озеро Среднее, в выжимках из пузырчатки; канава на сфагновом болоте Ивановском у оз. Гусиного — редко.

30. **Closterium didymotocum** Ralfs — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 325, tab. 26, fig. 1, 2, 1935.

Длина клеток 388—528 μ, ширина 43.2—51.6 μ, ширина концов 21—25 μ.

Сфагновое болото Ивановское у оз. Гусиного и канава на этом болоте, в выжимках из сфагнов и из пузырчатки — очень, очень редко.

31. **Closterium Ehrenbergii** Menegh. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 187, табл. 1, фиг. 5, 1915.

Длина клеток 408—463 μ, ширина 72—96 μ, ширина концов 12 μ.

Озерко Поганка и озеро Среднее — редко; маленькое озерко близ озера Нерцы, в ржавом налете у берега — в заметном количестве.

32. **Closterium Ehrenbergii** Menegh. f. **Wisselingii** (Elenk.) Woronich. — Воронихин, Водоросли бассейна р. Невы, стр. 70, 1938—1940.

Длина клеток 408—480 μ, ширина 82—96 μ. Оболочки слегка буроватые, едва заметно продольно штриховатые. Штрихи очень нежные, многочисленные, определить их число было невозможно.

Озерко Поганка и ручеек, впадающий в это озерко, — очень редко.

33. **Closterium gracile** Bréb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 202, табл. 5, фиг. 1, 1915.

Длина клеток 180—191 μ, ширина 5—6 μ, ширина концов 3 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов и среди обрастаний на дереве и на камне — редко; сфагновое болото «Белый мох» — очень редко.

34. **Closterium incurvum** Bréb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 189, табл. 1, фиг. 6, 1915.

Длина клеток 48 μ, ширина 9 μ. По форме клеток очень типичен.

Озеро Патрушиха, в выжимках из земли замшенного плавающего островка — очень, очень редко.

35. **Closterium intermedium** Ralfs — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 220, табл. 3, фиг. 13, 19, 20; табл. 5, фиг. 13, 1915.

Длина клеток 340—370 μ, ширина 27.2—28.8 μ, ширина концов 9.6—10.2 μ. Число штрихов на оболочке 8—10.

Сфагновое болото Ивановское, в выжимках из сфагнов — в небольшом количестве.

36. **Closterium intermedium** Ralfs var. **hibernicum** W. et G. West — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 220, табл. 3, фиг. 21, 1915.

Длина клеток 300—310.8 μ, ширина 20 μ, ширина концов 8.4—9.6 μ.

Сфагновое болото Ивановское, в выжимках из сфагнов — очень редко.

37. **Closterium Jenneri** Ralfs — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 200, табл. 1, фиг. 21, 1915.

Длина клеток 75.6—99 μ, ширина (8.4)—9.6—10.5 μ, ширина концов 3.6—4.5 μ. Оболочки слегка коричневатые, гладкие.

Сфагновое болото «Белый мох», в выжимках из сфагнов — редко.

38. **Closterium Jenneri** Ralfs var. **robustum** G. S. West — West, Monogr. Desmid. I, p. 136, tab. 15, fig. 26, 27, 1904.

Длина клеток 60—66 μ, ширина 12 μ, ширина концов 7.5—10.2 μ. От данных Вестов отличается более широкими концами клеток.

Сфагновое болото «Белый мох», в выжимках из сфагнов и из пузырчатки — в небольшом количестве.

39. **Closterium Kützingii** Bréb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 227, табл. 5, фиг. 16, 1915.

Длина клеток 424.8—480 μ, ширина 19.2—22 μ, ширина концов 3 μ. Число штрихов на оболочке 14—16.

Озера Ильменок, Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов — в небольшом количестве.

40. **Closterium Leibleinii** Kütz. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 186, табл. 1, фиг. 4, 1915.

Длина клеток 150—206 μ, ширина 21—28.8 μ.

Озеро Среднее и озерко Поганка, в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег; маленький ручеек при впадении его в оз. Поганку — встречался в заметном количестве.

41. **Closterium libellula** Focke — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 254, tab. 12, fig. 1, 2, 1935.

Длина клеток 246—276 μ, ширина 40.8—42 μ, ширина концов 16.5—18 μ.

Сфагновое болото Ивановское — редко.

42. **Closterium libellula** Focke var. **intermedium** (Roy et Biss.) G. S. West — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 255, tab. 12, fig. 3—5, 1935.

Длина клеток 104.4—108 μ, ширина 22.8—24 μ, ширина концов 9.6 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов — редко.

43. **Closterium libellula** Focke var. **interruptum** (W. et G. West) Donat — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 256, tab. 12, fig. 6, 1935.

Длина клеток 112.8 μ, ширина 21.6 μ, ширина концов 10.8 μ.

Сфагновое болото Ивановское — очень, очень редко.

44. **Closterium lineatum** Ehrenb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 223, табл. 4, фиг. 2, 1915.

Длина клеток 560—576 μ, ширина 21.6—28 μ, ширина концов 7.2 μ. Число штрихов на оболочке 16.

Озеро Среднее, топкие берега у моста, в выжимках из пузырчатки — редко.

45. **Closterium lunula** (Müll.) Nitzsch. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 201, табл. 2, фиг. 12, 1915.

Длина 480—540 μ, ширина 60—81.6 μ, ширина концов 16.8—18 μ.

Озеро Среднее и сфагновое болото «Белый мох» — довольно много; канава на сфагновом болоте Ивановском — в небольшом количестве.

46. **Closterium lunula** (Müll.) Nitzsch. var. **intermedium** Gutw. — West, Monogr. Desmid. I, p. 152, tab. 18, fig. 12, 1904.

Длина клеток 420—468 μ, ширина 80.4 μ, ширина концов 16.8 μ.

Сфагновое болото «Белый мох», в выжимках из сфагнов и пузырчатки — редко.

47. **Closterium malinvernianiforme** Grönbl. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 282, tab. 17, fig. 2, 3, 1935.

Длина клеток 236—264 μ, ширина 36—39.4 μ, ширина концов 7.2 μ.

Речка на болотистом лугу у оз. Среднего, в ржавом налете — редко.

48. **Closterium malinvernianum** De-Not. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 215, табл. 4, фиг. 18, 1915.

Длина клеток 312—372 μ, ширина 60—61.2 μ, ширина концов 9.6—10.4 μ.

Речка на болотистом лугу у озера Среднего — в небольшом количестве.

49. **Closterium moniliferum** (Bory) Ehrenb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 184, табл. 1, фиг. 1, 2, 1915.

Длина клеток 210—236.2 μ, ширина 36—40.8 μ, ширина концов 6.8—7.2 μ.

Озера Ильменок, Патрушиха и Среднее — среди обрастаний макрофитов; Святушино, сфагновое болотце; сфагновое болото Ивановское; глубокая яма у дер. Ватцы, заросшая пузырчаткой; речка на болотистом лугу у озера Среднего. — Нередко встречался в больших количествах.

50. **Closterium moniliferum** (Bory) Ehrenb. var. **concavum** Klebs — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 185, табл. 1, фиг. 8, 1915.

Длина клеток 218.4—288 μ, ширина 36—42 μ.

Речка на болотистом лугу у озера Среднего, в ржавом налете — очень редко.

51. **Closterium navicula** (Bréb.) Lütkem. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 257, tab. 12, fig. 8—10, 1935.

Длина клеток 44.4—60 μ, ширина 13.5—14.4 μ, ширина концов 6—7.2 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из пузырчатки и сфагнов, растущих по берегу, и сфагновое болото Ивановское — редко.

52. **Closterium navicula** (Bréb.) Lütkem. var. **crassum** (W. et G. West) Grönbl. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 258, tab. 18, fig. 11, 12, 1935.

Длина клеток 36—46.8 μ, ширина (12)—14.4—15.6 μ, ширина концов 8.4—10.2 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — очень редко.

53. **Closterium parvulum** Näg. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 188, табл. 1, рис. 27, 1915.

Длина клеток 102—106.8 μ, ширина 12 μ, ширина концов 1.8 μ.

Устье ручейка, впадающего в озерко Поганка, в налете на поверхности воды — редко.

54. **Closterium praelongum** Bréb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 206, табл. 2, фиг. 13, 14, 1915.

Длина клеток 640.8 μ, ширина 19.8—20.4 μ, ширина концов 4.8 μ.

Речка на болотистом лугу у озера Среднего — очень редко.

55. **Closterium pseudodianae** Roy — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 194, табл. 1, фиг. 26, 1915.

Длина клеток 195—225 μ, ширина 12—13.2 μ, ширина концов 2.5 μ.

Сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское — очень редко.

56. **Closterium Ralfsii** Bréb. — West, Monogr. Desmid. I, p. 182, tab. 24, fig. 6, 7, 1904.

Длина клеток 405 μ, ширина 42—43.5 μ, ширина концов 9 μ.

Сфагновое болото Ивановское, в канаве — редко.

57. **Closterium Ralfsii** Bréb. var. **hybridum** Rabenh. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 228, табл. 4, фиг. 15, 1915.

Длина клеток 570—636 μ, ширина 36—38.4 μ, ширина концов 8.4—10.5 μ.

Озеро Патрушиха, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — редко.

58. **Closterium rostratum** Ehrenb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 229, табл. 3, фиг. 7, 1915.

Длина клеток 285—291 μ, ширина 21—22.5 μ, ширина концов 3.8 μ.

Топкий берег озера Ильменок, в выжимках из сфагнов; озеро Патрушиха, в выжимках из мшистой земли плавающего у берега островка — редко; сфагновое болото Ивановское — довольно много.

59. **Closterium siliqua** W. et G. West — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 196, табл. 2, фиг. 11, 1915.

Длина клеток 216 μ, ширина 21.6 μ, ширина концов 4.8 μ. Очень типичен.

Маленькое озерко с топкими сфагновыми берегами близ озера Нерцы. Встречен только один экземпляр.

60. **Closterium striolatum** Ehrenb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 219, табл. 3, фиг. 14—16; табл. 5, фиг. 14, 1915.

Длина клеток 315—360 μ, ширина 28.5—30 μ, ширина концов 12 μ. Число штрихов на оболочке 18—21.

Сфагновые болота Ивановское и Красковское — довольно много; речка на болотистом лугу около озера Среднего — редко.

61. **Closterium subulatum** (Kütz.) Bréb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 198, табл. 5, фиг. 17, 1915.

Длина клеток 144—168 μ, ширина 7.2—9.6 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из пузырчатки и среди обрастаний макрофитов — редко.

62. **Closterium tumidum** Johnson — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 207, табл. 1, фиг. 16—20, 1915.

Длина клеток 108—120 μ, ширина 13.2—14.4 μ, ширина концов 4.8 μ.

Озерко Белое, в выжимках из усыхающей мочажины с *Aulocomnium palustre* — очень, очень редко.

63. **Closterium turgidum** Ehrenb. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 224, табл. 4, фиг. 9, 1915.

Длина клеток 660—772 μ, ширина 55.2—72 μ, ширина концов 13.2—16.8 μ. Число штрихов на оболочке достигает 35.

Озеро Среднее, в выжимках из пузырчатки — очень редко.

64. **Closterium ulna** Focke — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 221, табл. 2, фиг. 8, 1915.

Длина клеток (204)—216.8—300 μ, ширина 16.8—20 μ, ширина концов 10.8 μ.

Озеро Гусиное и сфагновое болото Ивановское — редко.

65. **Closterium venus** Kütz. — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 192, табл. 1, фиг. 7, 1915.

Длина клеток 60—72 μ, ширина 7.5—8.3 μ, ширина концов 1.8 μ.

Сфагновое болото Ивановское, в канаве — редко.

66. **Closterium venus** Kütz. var. **minus** Roll — Ролл, Род Closterium Nitzsch., стр. 192, табл. 1, фиг. 8, 1915.

Длина клеток 26.4—34.8 μ, ширина 4.2—5 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов — редко.

67. **Docidium baculum** Bréb. — Ролл, Род Docidium (Bréb.) Lund., стр. 12, табл. 1, фиг. 1, 1927.

Длина клеток 204—240 μ, ширина у основания 12 μ, ширина концов 7.5—9 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и коряги и в выжимках из пузырчатки — очень, очень редко.

68. **Pleurotaenium coronatum** (Bréb.) Rabenh. var. **robustum** West — West, Monogr. Desmid. I, p. 200, tab. 28, fig. 3, 1904.

Длина клеток 446—456 μ, ширина у основания 56.4—57.6 μ, ширина концов 43.2—46.8 μ.

Устье Быкова ручья (впадает в оз. Нерцы), в воде среди других водорослей — очень редко.

69. **Pleurotaenium Ehrenbergii** (Bréb.) De-Bary — Ролл, Род Pleurotaenium Näg., стр. 6, табл. 1, фиг. 12, 1927.

Длина клеток 408—480 μ, ширина у основания 24—28.8 μ, ширина концов 18—24 μ. Над базальным вздутием наблюдались 1 или 2 ундуляции. Типичен.

Озера Гусиное и Ильменок, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов; сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское — нередко, в заметном количестве.

70. **Pleurotaenium minutum** (Ralfs) Delp. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 390, tab. 39, fig. 2, 3, 1937.

Длина клеток 108—140.8 μ, ширина 13.2—16 μ, ширина концов 10.8—14.4 μ.

Озеро Гусиное и канава на сфагновом болоте Ивановском, в выжимках из сфагнов — редко.

71. **Pleurotaenium minutum** (Ralfs) Delp. var. **crassum** (W. West) Krieg. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 392, tab. 39, fig. 6, 7, 1937.

Длина клеток 54—56.4 μ, ширина 10.8—12.6 μ.

Маленькое озерко в Святушине близ озера Нерцы, в ржавом налете у берега — очень редко.

72. **Pleurotaenium trabecula** (Ehrenb.) Näg. — Ролл, Род Pleurotaenium Näg., стр. 9, 1927.

Длина клеток 333—480 μ, ширина у основания 26.4—31.2 μ, ширина концов 20.4—21.6 μ.

Озерко Поганка и озеро Среднее, среди обрастаний макрофитов — редко.

73. **Pleurotaenium truncatum** (Bréb.) Näg. — Ролл, Род Pleurotaenium Näg., стр. 8, 1927.

Длина клеток 360—510 μ, ширина у основания 66—75 μ, ширина концов 28.8—36 μ.

Озера Патруши́ха и Среднее, в выжимках из пузырчатки и сфагнов, среди обрастаний макрофитов — довольно много.

74. **Tetmemorus Brebissonii** (Menegh.) Ralfs — West, Monogr. Desmid. I, p. 216, tab. 32, fig. 1, 2, 1904; Krieger Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 452, tab. 54, fig. 1—5, 1937.

Длина клеток 114—123.6 μ, ширина 21—21.6 μ, перешеек 16.8—18 μ, ширина концов (16.8)—18—19.2 μ. От данных Вестов отличается значительно меньшими размерами, но вполне подходит к измерениям Кригера.

Озерко Поганка, в небольшом заливчике и в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — довольно много.

75. **Tetmemorus Brebissonii** (Menegh.) Ralfs var. **minus** De-Bary — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 454, tab. 54, fig. 6, 7, 1937.

Длина клеток 64.8—72 μ, ширина 16.8—18 μ, перешеек 12—15.4 μ, ширина концов 15.6—18—(19.2) μ. Клетки к концам почти не суживались, и иногда даже наблюдалось расширение последних.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — редко.

76. **Tetmemorus granulatus** (Bréb.) Ralfs — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 458, tab. 55, fig. 1—5, 1937.

Длина клеток 165—199.2 μ, ширина 25.5—34.8 μ, перешеек 24—32.4 μ, ширина концов 13.5—16.8 μ.

Озеро Гусиное и сфагновое болото Ивановское — встречался в довольно большом количестве.

77. **Tetmemorus laevis** (Kütz.) Ralfs — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 455, tab. 54, fig. 9—12, 1937.

Длина клеток 76.8—88 μ, ширина (18)—19.2—21 μ, перешеек 16.8—18 μ, ширина концов 13.2—15 μ.

Озеро Гусиное и сфагновое болото Ивановское; в выжимках из сфагнов — довольно много.

78. **Euastrum affine** Ralfs — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 520, tab. 68, fig. 2—4, 1937.

Длина клеток 96—117 μ, ширина 54—65.7 μ, перешеек 16.5 μ, ширина вершин клеток 30—36 μ, толщина 38.4 μ.

Сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское, в выжимках из сфагнов — редко.

79. **Euastrum ansatum** Ralfs — West, Monogr. Desmid. II, p. 25, tab. 36, fig. 10—13, 1905.

Длина клеток 81.6—85.5 μ, ширина 40.8—42 μ, перешеек 10.5—13.2 μ, ширина вершин 21—21.6 μ, толщина 26 μ. Наблюдалось развитие

зигот, имевших 45.6—48 μ в диаметре, которые были покрыты коническими выростами, имевшими 5.4—7.2 μ длины.

Вид принимается нами в понимании Вестов, но не Кригера (Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 484, 1937).

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов — редко; сфагновые болота Ивановское и Красковское — довольно много. (Зиготы наблюдались в пробах из болота Ивановского).

80. **Euastrum ansatum** Ralfs var. **pyxidatum** Delp. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt. Fl. XIII, p. 489, tab. 58, fig. 7, 1937.

Длина клеток 85.2—86.4 μ, ширина 44—46.2 μ, перешеек 15.6 μ, ширина вершин 19.2 μ.

Озеро Патрушиха, среди обрастаний макрофитов — редко.

81. **Euastrum ansatum** Ralfs var. **rhomboidale** Duc. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 490, tab. 58, fig. 13, 1937.

Длина клеток 91.2—96 μ, ширина 43.2—44.8 μ, перешеек 12.6—13.2 μ, ширина вершин 15.6—16.8—(18) μ.

Озерко Белое, в выжимках из усыхающей мочажины с *Aulocomnium palustre* на берегу этого озерка — очень редко.

82 **Euastrum bidentatum** Näg. — West, Monogr. Desmid. II, p. 39, tab. 37, fig. 16—19, 1905.

Длина клеток 45.6—48—(57) μ, ширина 31.2—33—(37.5) μ, перешеек 7.5—8.4—(9) μ, ширина вершин 21—22.5 μ. Очень близок к 17 рисунку Вестов (l. c.).

Озера Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из пузырчатки и сфагнов; сфагновое болотце между деревнями Ватцы и Ильюшино, в луже, сильно заросшей пузырчаткой; яма на берегу оз. Среднего, заросшая пузырчаткой и белокрыльником, — обычно встречался в небольших количествах.

83. **Euastrum binale** (Turp.) Ehrenb. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 548, tab. 75, fig. 1—3, 1937.

Длина клеток 19.5—24 μ, ширина 15—19.2 μ, перешеек 4.5—4.8 μ, ширина вершин 12 μ.

Сфагновые болота Ивановское и Красковское, в выжимках из сфагнов, растущих по краю большого окнища, — редко; сфагновое болотце в Святушине — очень редко.

84. **Euastrum binale** (Turp.) Ehrenb. f. **Gutwinskii** Schmidle — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 551, tab. 75, fig. 13—15, 1937.

Длина клеток 18—19.5 μ, ширина 13.5—14.4 μ, перешеек 3.6—4.5 μ, ширина вершин 9.8—10.8 μ. Отличается от данных Вестов меньшими размерами клеток.

Сфагновое болото Красковское, в выжимках из сфагнов, растущих по краю большого окнища, — очень, очень редко.

85. **Euastrum binale** (Turp.) Ehrenb. f. **hians** W. West — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 551, tab. 75, fig. 16, 1937.

Длина клеток 12—16.8 μ, ширина 10.8—13.2 μ, перешеек 2.4—4.8 μ, ширина вершин 9.6—12.6 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов — очень редко.

86. **Euastrum binale** (Turp.) Ehrenb. f. **secta** Turn. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 553, tab. 75, fig. 25, 1937.

Длина 26.4 μ, ширина 18 μ, перешеек 6.6 μ.

Озеро Гусиное, среди сфагнов, окаймляющих берег, — очень редко.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — редко.

87. **Euastrum denticulatum** (Kirchn.) Gay — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 583, tab. 80, fig. 15—17, 1937.

Длина клеток 21.6—30 μ., ширина 19.2—24 μ., перешеек 4.8—6 μ., ширина вершин 12—21 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и корней прибрежного ивняка — очень редко; озеро Патрушиха, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — редко.

88. **Euastrum divaricatum** Lund. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 598, tab. 84, fig. 1—5, 1937.

Длина клеток 38.4—40.8 μ., ширина 33.6—38.4 μ., перешеек 6—7.2 μ., ширина вершин 16.8 μ.

Озеро Гусиное и сфагновое болото «Белый мох», в выжимках из сфагнов — очень редко.

89. **Euastrum elegans** (Bréb.) Kütz. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 591, tab. 81, fig. 14—18, 1937.

Длина клеток 25.2—27.2 μ., ширина 16.8—18 μ., перешеек 3.6—4.2 μ., ширина вершин 12—13.2 μ.

Сфагновые болота Ивановское и «Белый мох» — очень редко.

90. **Euastrum gemmatum** Bréb. var. **alatum** Kossinsk. — Косинская, Новые и редкие десмидиевые водоросли, стр. 42, табл. 1, фиг. 4, 1949.

Длина клеток 48—52.8—(55.2) μ., ширина 39.6—43.2 μ., перешеек 8.4—10.8 μ., ширина вершин 15.6—19.2 μ., толщина 24—25 μ.

Озеро Патрушиха, в выжимках из пленок водорослей — в очень небольшом количестве.

91. **Euastrum humerosum** Ralfs — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 524, tab. 69, fig. 4—6, 1937.

Длина клеток 112—118 μ., ширина 66—72 μ., перешеек 16.8—18 μ., ширина вершин 30—33.6 μ., толщина 40.8 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и корней ивняка, растущего по берегу; сфагновое болото «Белый мох» — встречался в очень небольших количествах.

92. **Euastrum insigne** Hass. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 529, tab. 71, fig. 1—3, 1937.

Длина клеток (88.8)—93.6—102 μ., ширина 52.8—57.6 μ., перешеек 12—13.2 μ., ширина вершин 25.2—26.4 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и коряги и в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — редко.

93. **Euastrum insulare** (Wittr.) Roy — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 555, tab. 76, fig. 11—14, 1937.

Длина клеток 22.8 μ., ширина 16.8 μ., перешеек 4.2 μ., ширина вершин 10.8 μ.

Озеро Патрушиха, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — очень редко.

94. **Euastrum intermedium** Cleve — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 532, tab. 71, fig. 6—8, 1937.

Длина клеток 69.6—73.2 μ., ширина 43.2—48 μ., перешеек 9.6—10.8 μ., ширина вершин 25.2—26.4 μ.

Озерко Совенок, среди обрастаний на подводных частях корневищ и в верхнем слое ила — очень редко.

95. **Euastrum oblongum** (Grev.) Ralfs — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 526, tab. 70, fig. 3—6, 1937.

Длина клеток 136.8—171 μ, ширина 69.6—84 μ, перешеек 19.2—22.5 μ, ширина вершин 36—51 μ, толщина 40.8—44.4 μ.

Сильно распространенный в исследуемом районе вид, часто попадался в довольно больших количествах. Озерко Белое; озера Гусиное и Среднее; пролив между озерами Патрушихой и Средним; сфагновые болота «Белый мох», Ивановское и Красковское (ряд проб); речка на болотистом лугу у озера Среднего.

96. **Euastrum aboense** Elfv. — West, Monogr. Desmid. II, p. 23, tab. 36, fig. 5, 6, 1905.

Длина клеток 58—60 μ, ширина 36—40.8 μ, перешеек 12 μ, толщина 24.6 μ.

Сфагновое болото Ивановское — очень редко.

97. **Euastrum sinuosum** Lenorm. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 526, tab. 70, fig. 3—6, 1937.

Длина клеток 64—72 μ, ширина 40.8—46.5 μ, перешеек 12—13.5 μ, ширина вершин 24—26.4 μ.

Лужа, заросшая пузырчаткой, на краю сфагнового болота «Белый мох» — очень редко.

98. **Euastrum sinuosum** Lenorm. var. **reductum** W. et G. West — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 509, tab. 62, fig. 25, 1937.

Длина клеток 52—58.8 μ, ширина 26.4—30 μ, перешеек 8.4—9.6 μ, ширина вершин 19.2—22.5 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний сучьев изгороди в воде — очень редко; сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское — в небольшом количестве.

99. **Euastrum Turneri** W. West — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl., XIII, p. 589, tab. 82, fig. 20, 21, 1937.

Длина клеток 38.4—42 μ, ширина 26.4—27 μ, перешеек 6 μ, ширина вершин 20.4—21 μ.

Озеро Патрушиха, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — редко.

100. **Euastrum validum** W. et G. West — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 547, tab. 74, fig. 18—20, 1937.

Длина клеток 24—27.2 μ, ширина 16.8—19.5 μ, перешеек 4.2—4.6 μ, ширина вершин 12—14.4 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов — редко; сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское — в небольшом количестве.

101. **Euastrum validum** W. et G. West var. **glabrum** Krieg. — Krieger, Desmid in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 547, tab. 74, fig. 21, 22, 1937.

Длина клеток 26.4—27 μ, ширина 19.5 μ, перешеек 4.8 μ, ширина вершин 14.4—15.6 μ, толщина 11.4 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег, — в очень небольшом количестве.

102. **Euastrum verrucosum** Ehrenb. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 643, tab. 94, fig. 1—3, 1937.

Длина клеток 87—96 μ, ширина 80—93 μ, перешеек 19.5—21 μ, ширина вершин 36—37.5 μ, толщина 50.4—56 μ.

Озера Среднее и Патрушиха, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из пузырчатки — редко.

103. **Euastrum verrucosum** Ehrenb. var. **alatum** Wolle f. **minus**

(Lobik) Kossinsk. — Косинская, в журн. «Советская ботаника», № 4, стр. 109, табл. 1, фиг. 4, 5, 1936.

Длина клеток 72—75.6 μ, ширина 66 μ, перешеек 16.8—18 μ, ширина вершин 26.4 μ, число гранул над перешейком 7—8.

Озеро Среднее, маленький заливчик, заросший по берегам сфагнумом и белокрыльником, — редко; глубокая яма на берегу этого озера — очень редко.

104. **Euastrum verrucosum** Ehrenb. var. **rhomboideum** Lund. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 650, tab. 96, fig. 2, 1937.

Длина клеток 103.2—105.6 μ, ширина 88.8—100.8 μ, перешеек 19.2 μ, ширина вершин 31.2—33.6 μ. Типична.

Озеро Патрушиха, в пленках водорослей, плавающих у берега, — очень редко.

105. **Euastrum vigrense** Rypp. — Ryppowa, Arch. Hydrob. u. Ichth. Suwalki, p. 45, tab. 3, fig. 1—3, 1927.

Длина клеток (130)—160—194.4 μ, ширина (75.4)—92—118.5 μ, перешеек (17)—20.5—33 μ, ширина вершин (43)—48—63 μ, толщина 58—60—(62.4) μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — заметное количество; озерко Совенок, на погруженных в воду корневищах и в прибрежном илу — редко.

106. **Micrasterias americana** (Ehrenb.) Ralfs — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 243, табл. 11, фиг. 3, 1925.

Длина клеток 126—141.6 μ, ширина 108—120 μ, перешеек 21.6—27.6 μ, ширина полярных лопастей 60—64.8 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, и из пузырчатки, а также в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — очень редко.

107. **Micrasterias americana** (Ehrenb.) Ralfs var. **Boldtii** Gutw. — West, Monogr. Desmid. II, p. 120, tab. 53, fig. 6, 1905.

Длина клеток 116—118 μ, ширина 96 μ, перешеек 26.4—27 μ, ширина полярных лопастей 51—52.4 μ.

Небольшое торфяное озерко близ озера Нерцы — очень, очень редко.

108. **Micrasterias apiculata** (Ehrenb.) Menegh. — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 246, табл. 12, фиг. 4, 1925.

Длина клеток 219—242.4 μ, ширина 195—212 μ, перешеек 30—33.6 μ, ширина полярных лопастей 78—81.6 μ, Число крупных серединных шипов на оболочке полуклеток 4—5.

Озера Среднее и Патрушиха, среди обрастаний на дереве и на камне и в выжимках из сфагнов и пузырчатки, а также среди дерновинок нитчаток — редко.

109. **Micrasterias apiculata** (Ehrenb.) Menegh. var. **brachyptera** (Lund.) W. et G. West — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 247, табл. 13, фиг. 3, 1925.

Длина клетки 196 μ, ширина 142 μ, перешеек 29 μ, ширина полярных лопастей 56 μ.

Озерко Белое, в выжимках из усохшей мочажины с *Aulacomnium palustre*. Встречен только один экземпляр.

110. **Micrasterias crux-melitensis** (Ehrenb.) Hass. — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 247, табл. 14, фиг. 1, 1925.

Длина клеток 103.2—127.2 μ, ширина (86.4)—116.4—124 μ, перешеек 15.6—19.2 μ, ширина полярных лопастей 31.2—45.6 μ. Был очень полиморфен по форме клеток.

Встречен в 16 пробах, нередко в заметном количестве. Озера Ильменок, Патрушиха, и Среднее; озерко Белое; сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское; глубокая яма с водой на берегу озера Среднего.

111. **Macrasterias crux-melitensis** (Ehrenb.) Hass. var. **Rabenhorstii** (Kirchn.) Krieg. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 66, tab. 115, fig. 4, 1939; Косинская, Новые и наиболее редкие десмидиевые водоросли Валдайского района, стр. 47, табл. 1, фиг. 2, 1949.

Длина клетки 91.2 μ, ширина 84 μ, перешеек 14.4 μ, ширина полярной лопасти 36 μ.

Глубокая яма с водой на берегу озера Среднего, заросшая по краям пузырчаткой и белокрыльником. Встречен всего один экземпляр (вместе с типичной формой).

112. **Micrasterias crux-melitensis** (Ehrenb.) Hass. var. **simplex** Borge — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 248, табл. 10, фиг. 17, 1925; Косинская, Новые и наиболее редкие десмидиевые водоросли Валдайского района, стр. 47, табл. 1, фиг. 3, 1949.

Длина клеток 80.4—85.2 μ, ширина 69.6—73.2 μ, перешеек 13.2 μ, ширина полярных лопастей 28.8—31.2 μ.

Святушино, маленькое озерко со сфагновыми берегами, около озера Нерцы — очень редко.

113. **Micrasterias crux-melitensis** (Ehrenb.) Hass. var. **superflua** Turn. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 67, tab. 115, fig. 7, 1939.

Длина клеток 118—127 μ, ширина 104—126 μ, перешеек 16.8—18.6 μ. Редкая форма.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег, — очень редко.

114. **Micrasterias decemdentata** (Näg.) Arch. — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 240, табл. 10, фиг. 7, 1925.

Длина клетки 46.2 μ, ширина 48.6 μ, перешеек 9.6 μ, ширина полярных лопастей 43.6 μ. Оболочки грубо точечные.

Сфагновое болото «Белый мох», в выжимках из сфагнов — встречен всего один экземпляр.

115. **Micrasterias denticulata** Bréb. — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 244, табл. 12, фиг. 1, 1925.

Длина клеток 240—249 μ, ширина 210—223 μ, перешеек 26.4—30 μ, ширина полярных лопастей 48—54 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний стеблей желтых кувшинок — очень редко; озеро Патрушиха, в пленках водорослей — редко; сфагновое болото «Белый мох», в ряде проб в небольшом количестве.

116. **Micrasterias denticulata** Bréb.var. **angulosa** W. et G. West — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 244, табл. 12, фиг. 2, 1925.

Длина клеток 236—240 μ, ширина 186—192 μ, перешеек 30—31.2 μ, ширина полярных лопастей 55.2—57.6 μ.

Озерко Белое, в выжимках из усыхающей дерновины с *Aulacomnium palustre*; сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское — встречена в ряде проб в очень ограниченном количестве.

117. **Micrasterias fimbriata** Ralfs — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 81, tab. 123, fig. 3—5, 1939.

Длина клеток 196.8—210 μ, ширина 184.8—201 μ, перешеек 24—27 μ, ширина полярных лопастей 43.2—51 μ.

Озеро Патрушиха, в выжимках из замшенной земли плавающего у берега островка — редко; озеро Среднее и озерко Белое, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — очень редко.

118. **Micrasterias fimbriata** Ralfs var. **spinosa** Bissett — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 83, tab. 124, fig. 3, 4, 1939.

Длина клеток 180—192 μ, ширина 168—180 μ, перешеек 25.2—26.4 μ, ширина полярных лопастей 43.2—45.6 μ. Немного меньших размеров, чем это сказано в описании Кригера.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — очень редко; лужа на краю сфагнового болота «Белый мох», в выжимках из пузырчатки — встречено всего два экземпляра.

119. **Micrasterias mahabuleshwarensis** Hobson var. **Wallichii** (Grun.) W. et G. West — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 243, табл. 11, фиг. 1, 1925.

Длина клеток 156—170.4 μ, ширина 134.4—153.6 μ, перешеек 24 μ, ширина полярных лопастей 84—96 μ.

Озера Ильменок, Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в дерновинках других водорослей — в очень небольшом количестве.

120. **Micrasterias papillifera** Bréb. — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 249, табл. 11, фиг. 8, 1925.

Длина клеток 120—134.4—(141) μ, ширина 105—132 μ, перешеек 18—19.2 μ, ширина полярных лопастей 28.8—36—(39) μ. В пробе, взятой из сфагнового болота Красковского, был встречен ряд уродливых экземпляров.

Встречен в озерах Ильменок, Патрушиха и Среднее и в сфагновых болотах Ивановском и Красковском. Всюду попадался в сравнительно небольшом количестве.

121. **Micrasterias papillifera** Bréb. var. **valdajensis** Kossinsk. — Косинская, Новые и наиболее редкие десмидиевые водоросли Валдайского района, стр. 48, табл. 1, фиг. 5, 1949.

Длина клеток 115.2—120 μ, ширина 96—103.7 μ, перешеек 18—24 μ, ширина полярных лопастей 36—40.8 μ.

Торфяное озерко Белое, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — в небольшом количестве.

122. **Micrasterias pinnatifida** (Kütz.) Ralfs — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 239, табл. 10, фиг. 2 и 3, 1925.

Длина клеток 48—60 μ, ширина 45—62.4 μ, перешеек 8.4—12 μ, ширина полярных лопастей 30—40.8 μ. От данных Ролла отличается меньшими размерами клеток.

Озеро Гусиное и сфагновое болото Ивановское, в выжимках из сфагнов; озерко Белое, среди обрастаний макрофитов — во всех пробах встречен в небольшом количестве.

123. **Micrasterias pinnatifida** (Kütz.) Ralfs var. **pseudoscitans** Grönbl. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 20, tab. 100, fig. 5, 6, 1939.

Длина клеток 57.6—64.8 μ, ширина 56—69.6 μ, перешеек 10.8—13.2 μ, ширина полярных лопастей 31.2—38 μ.

Озерко Белое, в выжимках из плавуна у берега и в выжимках из усыхающей мочажины с *Aulacomnium palustre* — редко.

124. **Micrasterias radiata** Hass. — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 246, табл. 13, фиг. 2, 1925.

Длина клеток 148.8—168.4 μ, ширина 132—144 μ, перешеек 18—19.2 μ, ширина полярных лопастей (57.6)—69.2—84 μ.

Озера Ильменок, Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из прибрежных сфагнов; озерко Белое, в пленках синезеленых водорослей, плавающих на поверхности воды; ручеек,

впадающий в озерко Поганку, — во всех пробах встречен в небольшом количестве.

125. **Micrasterias radiata** Hass. var. **dichotoma** (Wolle) Cushm. — Krieger, Desmid. in Rabenhosrt's Krypt.-Fl. XIII, p. 70, tab. 117, fig. 5, 6, 1939.

Длина клеток 180—186 μ., ширина 160.8—180 μ., перешеек 19.2—21 μ., ширина полярных лопастей 92.4—93.8 μ.

Озеро Ильменок, среди обрастаний коряги и корней прибрежных кустарников — очень редко.

126. **Micrasterias radiata** Hass. var. **pseudocrux** Grönbl. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 72, tab. 118, fig. 4, 5, 1939.

Длина клеток 120—144 μ., ширина 108—112 μ., перешеек 19.8 μ., ширина полярных лопастей 55.2—60 μ.

Озеро Среднее, в комках синезеленых и дерновинках нитчаток, плавающих у берега, а также в выжимках из прибрежных сфагнов — редко.

127. **Micrasterias rotata** (Grev.) Ralfs — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 250, табл. 14, фиг. 5, 1925.

Длина клеток 240—300 μ., ширина 216—252 μ., перешеек (27)—30—36 μ., ширина полярных лопастей 52.8—60 μ.

Встречен в ряде проб в очень ограниченном количестве и только в озере Ильменок обнаружен в довольно большом количестве. Озера Гусиное, Ильменок, Патрушиха и Среднее; яма с водой у озера Среднего; сфагновые болота «Белый мох», Ивановское и Красковское.

128. **Micrasterias truncata** (Corda) Bréb. — Ролл, Род Micrasterias Ag., стр. 240, табл. 10, фиг. 9, 1925.

Длина клеток 84—98.4 μ., ширина 79.2—90—(103.2) μ., перешеек (15.6)—18—21.6 μ., ширина полярных лопастей (60)—63.6—72 μ.

Озера Гусиное, Патрушиха и Среднее и озерки Белое и Совенок, среди нитчаток, в выжимках из сфагнов и среди обрастаний макрофитов. Сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское; болото (вдоль озера Среднего), богатое водой и заросшее пузырчаткой и сфагнами; Святушино, лужица на берегу небольшого озерка — обнаружен в 26 пробах, причем в озере Среднем и в озерке Совенок найден в довольно большом количестве.

129. **Micrasterias truncata** (Corda) Bréb. var. **crenata** (Bréb.) Reinsch. — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 29, tab. 103, fig. 3, 1939.

Длина клеток 84—86.4 μ., ширина 74.4 μ., перешеек 19.2 μ., ширина полярных лопастей 55.2 μ.

Сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское, в выжимках из сфагнов и пузырчатки — очень редко.

130. **Micrasteria truncata** (Corda) Bréb. var. **neodamensis** (A. Braun) Dick — Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 30, tab. 103, fig. 8, 1939.

Длина клеток 96.6—98.8 μ., ширина 86.4 μ., перешеек 16.8—18 μ., ширина полярных лопастей 64.8 μ. Редкая разновидность, для СССР приводится впервые.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, с топких мест берега — очень, очень редко.

131. **Cosmarium amoenum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 29, tab. 102, fig. 1—4; tab. 103, fig. 9, 1912.

Длина клеток 44.4—45—(48) μ., ширина 22.8—24—(26.4) μ., перешеек 10.8—12 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний упавших в воду сучьев и корней прибрежного ивняка, а также в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — в заметном количестве; озерко Совенок, среди обрастаний макрофитов — редко; сфагновое болото «Белый мох» — очень, очень редко.

132. **Cosmarium angulosum** Bréb. var. **concinnum** (Rabenh.) W. et G. West — West, Monogr. Desmid. III, p. 94, tab. 72, fig. 37, 38, 1908.

Длина клеток 12 μ, ширина 9.6 μ, перешеек 3.6 μ, толщина 5.4 μ.

Лужа на краю сфагнового болота «Белый мох», в выжимках из пузырчатки — очень, очень редко.

133. **Cosmarium asphaerosporum** Nordst. — West, Monogr. Desmid. II, p. 163, tab. 60, fig. 24, 25, 1905.

Длина клеток 12—13.5 μ, ширина 12—13.5—(14.4) μ, перешеек 7.5 μ. Некоторые экземпляры отличались от данных Вестов немного большей шириною клеток.

Озерко Поганка, в выжимках из сфагнового зыбуна — редко.

134. **Cosmarium binum** Nordst. — West, Monogr. Desmid. III, p. 246, tab. 88, fig. 10—14, 1908.

Длина клеток 52.8—60 μ, ширина 39.6—42 μ, перешеек 14.4—16.8 μ, ширина вершин 21.6—22.8 μ.

Озера Патрушиха и Среднее, в выжимках из сфагнов и из пузырчатки и среди синезеленых водорослей, плавающих на поверхности воды.

135. **Cosmarium bioculatum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. II, p. 165, tab. 61, fig. 3—7, 1905.

Длина клеток 16.8—19.2 μ, ширина 16.8—19.2 μ, перешеек 5.4—6—(7.2) μ.

Озера Патрушиха и Среднее, в выжимках из прибрежных сфагнов — редко.

136. **Cosmarium botritis** Menegh. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 1, tab. 96, fig. 1, 2, 5—15, 1912.

Длина клеток (62.4)—66—72 μ, ширина (50.4)—57—58.5 μ, перешеек (15.6)—16.8—18 μ.

Озера Патрушиха и Среднее, в выжимках из сфагнов и из пузырчатки — редко; устье Быкова ручья (впадающего в озеро Нерцы), в плавающих комочках и пленках синезеленых водорослей — довольно много.

137. **Cosmarium circulare** Reinsch. — West, Monogr. Desmid. II, p. 136, tab. 56, fig. 11, 13, 14, 1905.

Длина клеток 82.5—87—(90) μ, ширина 82.5—87 μ, перешеек 27.4—28.8 μ.

Озеро Ильменок, среди обрастаний коряги и корней прибрежных кустарников — очень редко.

138. **Cosmarium connatum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. III, p. 25, tab. 67, fig. 15—17, 1908.

Длина клеток (66)—81.2—87 μ, ширина (54)—64.8—69 μ, перешеек (39)—45.6—51 μ.

Озера Ильменок и Патрушиха, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов — в заметном количестве.

139. **Cosmarium contractum** Kirchn. — West, Monogr. Desmid. II, p. 170, tab. 61, fig. 23—25, 34, 1905.

Длина клеток 38.8—40.5 μ, ширина 26.4—27.6 μ, перешеек 7.2 μ.

Озерко Белое, в выжимках из усыхающей мочажины с *Aulacomnium palustre* — очень редко; озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — редко.

140. **Cosmarium contractum** Kirchn. var. **ellipsoideum** (Elf.) W. et G. West — West, Monogr. Desmid. II, p. 172, tab. 61, fig. 28, 35, 1905.

Длина клеток 38.4—40.8 μ, ширина 31.2—33.6 μ, перешеек 9.6 μ.

Глубокая яма на берегу озера Среднего, заросшая по краям пузырчаткой и белокрыльником, — очень редко.

141. **Cosmarium controversum** West — West, Monogr. Desmid. IV, p. 9, tab. 97, fig. 7, 8, 1912.

Длина клеток 88—96—(108) μ, ширина 70.8—76.8—(84) μ, перешеек 24—26.4—(28.8) μ. Отличается от данных Вестов большей амплитудой колебания размеров клеток.

Озера Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов — редко.

142. **Cosmarium crenatum** Ralfs — West, Monogr. Desmid. IV, p. 35, tab. 98, fig. 9—12, 1912.

Длина клеток 33.6—34.8 μ, ширина 22.8—24 μ, перешеек 10.8 μ.

Озерко Белое, в выжимках из дерновинок *Mnium*, растущих по берегу, — очень редко.

143. **Cosmarium cucurbita** Bréb. — West, Monogr. Desmid. III, p. 106, tab. 73, fig. 31—33; tab. 74, fig. 3, 1908.

Длина клеток 31.2—37.5 μ, ширина (13.5)—15—18 μ, перешеек 12—15 μ.

Сильно распространенный вид, часто встречавшийся в больших количествах и обнаруженный в 17 пробах. Озера Гусиное и Сухое; озерки Белое, Поганка и Совенок; сфагновые болота Ивановское и Красковское.

144. **Cosmarium curtum** (Bréb.) Ralfs — Ralfs, Brit. Desmid. p. 104, tab. 32, fig. 2, 1848; Krieger, Desmid. in Rabenhorst's Krypt.-Fl. XIII, p. 241, 1935.

Длина клеток 37.2—40.8 μ, ширина 24 μ, перешеек 22.8 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний сучьев, погруженных в воду, — редко.

145. **Cosmarium Debaryi** Arch. — West, Monogr. Desmid. III, p. 61, tab. 70, fig. 14—16, 1908.

Длина клеток 99—105 μ, ширина 44.4—48 μ, перешеек 33.6—34.5 μ.

Озерко Белое, в выжимках из усыхающей мочажины с *Aulacomnium palustre*; озеро Среднее, в выжимках из прибрежного сфагнума; сфагновое болото Ивановское — во всех пробах встречен в очень небольшом количестве.

146. **Cosmarium depressum** (Näg.) Lund. — West, Monogr. Desmid. II, p. 176, tab. 62, fig. 2—5, 1905.

Длина клеток 38.4 μ, ширина 40.8—42 μ, перешеек 13.2 μ.

Озерко Совенок, в выжимках из сфагнов и в верхнем слое ила — очень редко.

147. **Cosmarium difficile** Lütkem. — West, Monogr. Desmid. III, p. 96, tab. 73, fig. 1—3, 1908.

Длина клеток 27.2—31.2 μ, ширина 19.2—20.4 μ, перешеек 4.2—5 μ. Скульптура оболочки едва различима.

Озерко Среднее, плавун у берега — очень редко.

148. **Cosmarium formosulum** Hoff. — West, Monogr. Desmid. III, p. 240, tab. 88, fig. 1—3, 1908.

Длина клетки 42 μ, ширина 37.5 μ, перешеек 12 μ. Типичен.

Быков ручей, при впадении его в озеро Нерцы, в бурых хлопьях водорослей на поверхности воды — встречен всего один экземпляр.

149. **Cosmarium granatum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. II, p. 186, tab. 63, fig. 1—3, 1905.

Длина клеток 37.8—40.5 μ, ширина 28.5—30 μ, перешеек 7.5 μ.

Озера Ильменок, Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов; Святушино, лужа среди сфагнового болотца, заросшая пузырчаткой; устье Быкова ручья, комки синезеленых — встречался в небольшом количестве.

150. **Cosmarium holmiense** Lund. — West, Monogr. Desmid. III, p. 1, tab. 65, fig. 1, 2, 1908.

Длина клеток 60—64.8 μ, ширина 38—40.8 μ, перешеек 18—19.2 μ, ширина вершин 26.4—27.6 μ.

Озерко Совенок, среди обрастаний макрофитов — очень редко.

151. **Cosmarium holmiense** Lund. var. **integrum** Lund — West, Monogr. Desmid. III, p. 2, tab. 65, fig. 3—5, 1908.

Длина клеток 55.2—57.6—(60) μ, ширина 33.6 μ, перешеек 15.6—18 μ, ширина вершин 26.4—28.8 μ.

Озерко Белое, в выжимках из растущего по берегу *Aulacomnium palustre* — редко.

152. **Cosmarium humile** (Gay) Nordst. — West, Monogr. Desmid. III, p. 221, tab. 85, fig. 16—18, 1908.

Длина клеток 12—15.6 μ, ширина 12—14.4 μ, перешеек 4.2—5.4 μ.

Озеро Патрушиха, около моста, в выжимках из пузырчатки — очень редко; озеро Среднее, среди обрастаний макрофитов и камня — редко.

153. **Cosmarium impressulum** Elfv. — West, Monogr. Desmid. III, p. 86, tab. 72, fig. 14—18, 1908.

Длина клеток 21—26.4 μ, ширина 16.5—19.2 μ, перешеек 4.5—5.4 μ. Отличается несколько меньшими размерами клеток.

Озера Патрушиха и Среднее, среди дерновинок водорослей и комков синезеленых, плавающих на поверхности воды; сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское — в небольшом количестве.

154. **Cosmarium margaritatum** (Lund.) Roy et Biss. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 18, tab. 99, fig. 8, 10, 1912.

Длина клеток 86.4—91.2 μ, ширина 67.2—72 μ, перешеек 22.8 μ.

Святушино, лужа среди сфагнового болотца, заросшая пузырчаткой, — редко.

155. **Cosmarium margaritiferum** Menegh. — West, Monogr. Desmid. III, p. 199, tab. 83, fig. 4—11, 1908.

Длина клеток 57—60 μ, ширина 48—49.5 μ, перешеек 15 μ.

Озеро Ильменок, топкий берег, в выжимках из сфагнов; сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское; Святушино, лужа на сфагновом болотце, заросшая пузырчаткой, — в небольшом количестве.

156. **Cosmarium Meneghinii** Bréb. — West, Monogr. Desmid. III, p. 90, tab. 72, fig. 29—32, 1908.

Длина клеток 15—18 μ, ширина 12—13.2 μ, перешеек 7.2—9 μ.

Озерко Белое, в выжимках из сфагнового ковра и из дерновинок *Mnium*; озера Ильменок, Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов; сфагновые болота Ивановское и Красковское — в небольшом количестве.

157. **Cosmarium novae-semliae** Wille — West, Monogr. Desmid. III, p. 35, tab. 68, fig. 16, 1908.

Длина клеток 13.5 μ, ширина 10.2—10.8 μ, перешеек 7.5—8.8 μ.

Сфагновое болото «Белый мох» — редко.

158. **Cosmarium Nymannianum** Grun. — West, Monogr. Desmid. II, p. 184, tab. 62, fig. 26, 27, 1905.

Длина клеток 38.4—39 μ, ширина 31.2—33.6 μ, перешеек 6 μ, ширина вершин 20.4 μ, толщина 22 μ. Несколько меньших размеров, чем у Вестов. Центральный бугор на оболочке полуклеток очень хорошо виден при боковом положении клеток.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег, — очень редко.

159. **Cosmarium obtusatum** Schmidle — West, Monogr. Desmid. III, p. 7, tab. 65, fig. 13, 14, 1908.

Длина клеток 49.5—54 μ, ширина 45.8—46.5 μ, перешеек 13.5—16.8 μ.

Озерко Белое и озеро Среднее, среди обрастаний макрофитов; устье Быкова ручья, в комках синезеленых водорослей; канава с песчаным дном у озера Среднего в хлопьях водорослей, плавающих на поверхности воды, — редко.

160. **Cosmarium ochtodes** Nordst. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 10, tab 98, fig. 1—3, 1912.

Длина клеток 84—96—(110.4) μ, ширина 64—66—(82.8) μ, перешеек 19.2—24 μ. Наблюдалось 12 боковых ундуляций (волн) с каждой стороны полуклетки. Наряду с типичными формами встречен один экземпляр, отличавшийся от данных Вестов значительно большей величиною.

Озеро Патрушиха, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — редко.

161. **Cosmarium ochtodes** Nordst. var. **amoebum** West — West, Monogr. Desmid. IV, p. 11, tab. 98, fig. 4—6, 1912.

Длина клеток 86.4—90 μ, ширина 60—66 μ, перешеек 19.2—21.6 μ.

Озерко Белое, в выжимках из сфагнов и дерновинок *Mnium*; озеро Среднее, маленький заливчик с топкими сфагновыми берегами, заросшими белокрыльником; сфагновые болота «Белый мох» и Ивановское; канава, заросшая зелеными нитчатками, на берегу озера Ильменок — всюду встречен в умеренном количестве.

162. **Cosmarium ornatum** Ralfs — West, Monogr. Desmid. III, p. 151, tab. 78, fig. 1—10, 1908.

Длина клеток 31.2—36 μ, ширина (31.2)—33—36 μ, перешеек 9.6—10.5 μ, ширина вершин 18—18.8 μ. Типичен.

Озера Гусиное, Ильменок и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов; сфагновое болото «Белый мох» — всюду встречался в небольшом количестве и только в озере Гусином найдено большое количество его образцов.

163. **Cosmarium ovale** Ralfs — West, Monogr. Desmid. III, p. 267, tab. 92, fig. 1; tab. 93, fig. 1; tab. 94, fig. 1, 1908.

Длина клеток 180—195 μ, ширина 102—108 μ, перешеек 31.5—33 μ.

Озера Гусиное и Среднее (ряд проб) — в заметном количестве.

164. **Cosmarium pachydermum** Lund. var. **aethiopicum** W. et G. West — West, Monogr. Desmid. II, p. 140, tab. 57, fig. 8, 9, 1905.

Длина клеток 96—102 μ, ширина 72—80 μ, перешеек 30—33 μ.

Озера Патрушиха и Среднее, в пленках синезеленых, плавающих на поверхности воды, — редко.

165. **Cosmarium perforatum** Lund. — West, Monogr. Desmid. II, p. 143, tab. 58, fig. 4, 5, 1905.

Длина клеток 57.6—60 μ, ширина (52.8)—54—55.2 μ, перешеек 28.8—30 μ. Отличается от данных Вестов немного меньшими размерами.

Озера Патруши́ха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов — в небольшом количестве.

166. **Cosmarium pokornyanum** (Grun.) W. et G. West — West, Monogr. Desmid. II, p. 190, tab. 63, fig. 11—15, 1905.

Длина клеток (19.2)—22.8—24 μ, ширина (12)—14.4—15 μ, перешеек (3.6)—4.8—6 μ, ширина вершин 8.4—9.6 μ, толщина 9.6 μ. Некоторые экземпляры были меньших размеров, чем образцы Вестов.

Озера Патруши́ха и Среднее, в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег, и среди обрастаний макрофитов — очень редко.

167. **Cosmarium portianum** Arch. — West, Monogr. Desmid. III, p. 165, tab. 80, fig. 4—7, 1908.

Длина клеток 36—37.5 μ, ширина 25.5—27—(28.5) μ, перешеек 9.8—10.5 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из пузырчатки, и сфагновое болото «Белый мох» — редко.

168. **Cosmarium portianum** Arch. var. **nephroideum** Wittr. — West, Monogr. Desmid. III, p. 167, tab. 80, fig. 10, 11, 1908.

Длина клеток 24—25.2 μ, ширина 21.6—22.8 μ, перешеек 7.2 μ, толщина 12 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — очень редко.

169. **Cosmarium pseudobroomei** Wolle — West, Monogr. Desmid. IV, p. 22, tab. 100, fig. 7, 8; tab. 103, fig. 7, 1912.

Длина клеток 32.4—33.6 μ, ширина 31.2—33.6 μ, перешеек 9—9.6 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний коряги — очень редко.

170. **Cosmarium pseudopyramidatum** Lund. — West, Monogr. Desmid. II, p. 201, tab. 64, fig. 9—12, 1905.

Длина клеток 48—51—(54) μ, ширина 28.8—33 μ, перешеек 10.2—10.8 μ. В сфагновом болоте Ивановском были встречены копулирующие образцы и с зиготой, имевшей размеры 36×42 μ.

Довольно сильно распространенный вид, встречен в 12 пробах, нередко в заметном количестве. Озера Гусиное и Среднее; сфагновые болота «Белый мох», Ивановское и Красковское; лужа на сфагновом болотце в Святушине.

171. **Cosmarium pygmeum** Arch. — West, Monogr. Desmid. III, p. 73, tab. 71, fig. 22—31, 1908.

Длина клеток 7.2 μ, ширина 7.2—8.4 μ, перешеек 3 μ, толщина 4.8—5.4 μ.

Красковское сфагновое болото, в выжимках из мокрых сфагнов, растущих по краю окнища, — очень редко.

172. **Cosmarium pyramidatum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. II, p. 199, tab. 64, fig. 5—7, 1905.

Длина клеток 76.8—84 μ, щирина 45.6—54 μ, перешеек (15)—16.8—21 μ.

Сильно распространенный вид, встречавшийся, однако, в небольших количествах. Озера и озерки Белое, Гусиное, Патруши́ха, Поганка, Совенок и Среднее, в обрастаниях макрофитов и в выжимках из сфагнума; сфагновые болота «Белый мох», Ивановское и Красковское.

173. **Cosmarium quadratum** Ralfs — West, Monogr. Desmid. III, p. 57, tab. 70, fig. 6—8, 1908.

Длина клеток 51—52.2 μ, ширина 28.5—29.5 μ, перешеек 15 μ.

Озерко Белое, в выжимках из сфагнового зыбуна; озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов; сфагновое болото Ивановское и лужа, заросшая пузырчаткой, на сфагновом болотце в Святушине — редко.

174. **Cosmarium quadrum** Lund. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 20, tab. 100, fig. 3—6, 1912.

Длина клеток 64.8—69.6 μ, ширина 60—64.8 μ, перешеек 24—25.5 μ. Гранулы, покрывающие оболочки, крупные, число их по краю полуклетки варьирует от 28 до 34, чем несколько отличается от данных Вестов.

Озерко Белое, в выжимках из усыхающей дерновины с *Aulacomnium palustre* — редко.

175. **Cosmarium quinarium** Lund. — West, Monogr. Desmid. III, p. 216, tab. 85, fig. 9, 10, 1908.

Длина клеток 33.6—36 μ, ширина 28.8—34.5 μ, перешеек 9—10.5 μ, толщина 21 μ. Отличается меньшими размерами, в остальном типичен.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов — довольно много; сфагновое болото Ивановское — редко.

176. **Cosmarium rectangulare** Grun. var. **hexagonum** (Elfv.) W. et G. West — West, Monogr. Desmid. III, p. 56, tab. 70, fig. 4, 1908.

Длина клеток 28.5—30 μ, ширина 26.4—28.5 μ, перешеек 7.5—8.3 μ.

Святушино, маленькое озерко среди торфяника, в ржавом налете — очень редко.

177. **Cosmarium reniforme** (Ralfs) Arch. — West, Monogr. Desmid. III, p. 157, tab. 79, fig. 1, 2; tab. 82, fig. 15, 1908.

Длина клеток 49.5—54 μ, ширина 45—52.8 μ, перешеек 16.5 μ.

Озера Патрушиха и Среднее, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, и среди обрастаний макрофитов — в небольшом количестве.

178. **Cosmarium sexangulare** Lund. — West, Monogr. Desmid. III, p. 81, tab. 72, fig. 3, 1908.

Длина клеток 36—37.5 μ, ширина 31.5—32.4 μ, перешеек 6.8—7.2 μ, ширина вершин 14.4 μ. Отличается меньшими размерами. По форме клеток очень типичен.

Озеро Среднее, маленький заливчик с топкими берегами, поросшими *Calla palustris*, в выжимках из сфагнов — очень редко.

179. **Cosmarium striolatum** (Näg.) Arch. — Lundell, De Desmidiaceis que in Suecia inventae sunt, p. 53, 1871.

Длина клеток 187.5—188.7 μ, ширина 79.5 μ, перешеек 64.5—65.6 μ. Отличается бо́льшими размерами клеток.

Озера Ильменок, Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов — в небольшом количестве.

180. **Cosmarium subprotumidum** Nordst. — West, Monogr. Desmid. III, p. 231, tab. 86, fig. 19—21, 1908.

Длина клеток 28.8 μ, ширина 24 μ, перешеек 4.2 μ, ширина вершин 14.4 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, — очень, очень редко.

181. **Cosmarium subtumidum** Nordst. — West, Monogr. Desmid. II, p. 192, tab. 63, fig. 18—20, 1905.

Длина клеток 31.2—34.5 μ, ширина 26.4—28.5 μ, перешеек 7.5—8.4 μ.

Озера Гусиное и Среднее, в выжимках из сфагнов; озерко Поганка, среди обрастаний макрофитов — очень редко.

182. **Cosmarium subtumidum** Nordst. var. **Klebsii** (Gutw.) W. et G. West — West, Monogr. Desmid. II, p. 193, tab. 63, fig. 21—23, 1905.

Длина клеток 42 μ, ширина 33.6—36 μ, перешеек 12 μ.

Ручеек, впадающий в озерко Поганку, в налете на поверхности воды — очень, очень редко.

183. **Cosmarium subundulatum** Wille — West, Monogr. Desmid. II, p. 151, tab. 59, fig. 13—15, 1905.

Длина клеток 56.4—60 μ, ширина 36—38.4 μ, перешеек 14.8—16 μ.

Озерко Поганка, среди обрастаний макрофитов — редко.

184. **Cosmarium tetraophthalmum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. III, p. 270, tab. 95, fig. 4—7, 1908.

Длина клеток 96—121.5 μ, ширина 67.2—84 μ, перешеек 20.4—27 μ.

Озерко Белое, в выжимках из усыхающей мочажины с *Aulacomnium palustre* — редко; озеро Ильменок, среди обрастаний коряги; озеро Среднее, среди обрастаний на дереве и камнях — очень редко; Святушино, лужица среди сфагнового болотца, в ржавом налете — довольно много.

185. **Cosmarium turgidum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. III, p. 115, tab. 75, fig. 1—3, 1908.

Длина клеток 189—213—(228) μ, ширина 80—87 μ, перешеек 64.5—75—(76.5) μ. Отличается более узкими клетками.

Озера Ильменок, Патрушиха и Среднее и сфагновое болото Ивановское — редко; Святушино, лужа среди сфагнового болотца, в выжимках из пузырчатки — довольно много.

186. **Cosmarium Turpinii** Bréb. — West, Monogr. Desmid. III, p. 189, tab. 82, fig. 16, 17; tab. 83, fig. 1, 1908.

Длина клеток 60—66 μ, ширина 50.4—64.5 μ, перешеек 15.6—21 μ, толщина 33 μ.

Озера Гусиное, Ильменок, Нерцы, Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов, коряги и камня и плавающих на поверхности воды пленок водорослей; устье Быкова ручья — встречался в очень небольших количествах.

187. **Cosmarium venustum** (Bréb.) Arch. — West, Monogr. Desmid. III, p. 8, tab. 66, fig. 1—3, 1908.

Длина клеток 37.5—40.5 μ, ширина 27—28.5 μ, перешеек 4.5—6 μ, ширина вершин 18 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, растущих по берегу, и сфагновые болота Ивановское и Красковское — редко.

188. **Cosmarium venustum** (Bréb.) Arch. f. **minus** Wille — West, Monogr. Desmid. III, p. 10, tab. 66, fig. 4, 1908.

Длина клеток 25.5 μ, ширина 18—21 μ, перешеек 5.2—6 μ, ширина вершин 13.5—15 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов — очень редко.

189. **Cosmarium vexatum** West — West, Monogr. Desmid. III, p. 187, tab. 92, fig. 4, 1908.

Длина клеток 40—42.8 μ, ширина 36.6 μ, перешеек 13.8 μ.

Озерко Белое, в дерновинках других водорослей — очень, очень редко.

190. **Cosmarium Wittrockii** Lund. — West, Monogr. Desmid. III, p. 179, tab. 78, fig.19, 1908.

Длина клеток 19.2—21.6 μ, ширина 18—19.2 μ, перешеек 8.4—9.6 μ. Типичен.

Святушино, лужа среди сфагнового болотца, в ржавом налете — очень редко.

191. **Xanthidium antilopeum** (Bréb.) Kütz. — Ролл, Род Xanthidium Ehrenb., стр. 5, табл. 1, фиг. 3, 4, 1936.

Длина клеток 54—60[1] μ, ширина 46.5—50.2 μ, перешеек 18 μ, шипы 12—15 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов — очень редко; сфагновые болота «Белый мох» и Красковское, — встречен в целом ряде проб, особенно часто у окнищ, в умеренном количестве.

192. **Xanthidium antilopeum** (Bréb.) Kütz. var. **hebridarum** W. et G. West — Ролл, Род Xanthidium Ehrenb., стр. 9, таб. 2, фиг. 3, 4, 1936.

Длина клеток 40.8—48.8 μ, ширина 33.6—44.4 μ, перешеек 9.6—12 μ, толщина 30 μ, шипы 13.2—15.6 μ. Отличается от данных Вестов меньшими размерами.

Озерко Белое, в выжимках из сфагнов — очень редко.

193. **Xanthidium antilopeum** (Bréb.) Kütz. var. **planum** Roll — Ролл, Род Xanthidium Ehrenb., стр. 9, табл. 1, фиг. 10—12; табл. 2, фиг. 17, 1936.

Длина 45.6—49.2 μ, ширина 40.8—42—45.6 μ, перешеек 14.4—15.6 μ, шипы 13.2—15.6 μ.

Лужа, заросшая пузырчаткой, на берегу сфагнового болота «Белый мох».

194. **Xanthidium antilopeum** (Bréb.) Kütz. var. **polymazum** Nordst. — Ролл, Род Xanthidium Ehrenb., стр. 8, табл. 1, фиг. 8, 1936.

Длина клеток 66—72 μ, ширина 54—60 μ, перешеек 14.4—19.2 μ, шипы 13—18—(21) μ. Отличается бо́льшими размерами и большей длиною шипов.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и в выжимках из сфагнов — редко.

195. **Xanthidium antilopeum** (Bréb.) Kütz. var. **triquetrum** Lund. — Ролл, Род Xanthidium Ehrenb., стр. 9, табл. 2, фиг. 16, 1936.

Длина клеток 67.5—81 μ, ширина 60—72 μ, перешеек 24—30 μ, шипы 16.5—18—(25.5) μ. Отличается от данных Ролла меньшими размерами клеток.

Озеро Среднее, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, и в выжимках из сфагнов — очень редко.

196. **Xanthidium armatum** (Bréb.) Rabenh. — Ролл, Род Xanthidium Ehrenb., стр. 5, табл. 1, фиг. 1, 2, 1936.

Длина клеток 112—118 μ, ширина 69—78 μ, перешеек 33 μ, шипы 12 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег, и сфагновое болото Ивановское — очень редко; озерко Совенок, на подводных частях корневищ — редко.

197. **Xanthidium cristatum** Bréb. — Ролл, Род Xanthidium Ehrenb., стр. 11, табл. 3, фиг. 1, 1936.

Длина клеток 45.6—46.8 μ, ширина 37.2—38.4 μ, перешеек 13.2 μ, шипы 10.8—15.6 μ.

Озера Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов; сфагновое болото «Белый мох» — редко.

198. **Xanthidium cristatum** Bréb. var. **leiodermum** (Roy et Biss.) Turn. — Ролл, Род Xanthidium Ehrenb., стр. 11, табл. 3, фиг. 2, 3, 1936.

Длина клеток 52.8 μ, ширина 37.5—39 μ, перешеек 10.5—12 μ, шипы 12—13.5 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний стеблей и листьев кувшинок — очень редко.

---

[1] В родах *Xanthidium* и *Arthrodesmus* мы приводим всюду длину и ширину клеток без шипов, а длину шипов даем отдельно.

199. **Xanthidium cristatum** Bréb. var. **uncinatum** Bréb. — Ролл, Род Xanthidium Ehrenb., стр. 11, табл. 3, фиг. 8—10, 1936.

Длина клеток 61.5—66 μ, ширина 49.5—50.4 μ, перешеек 15—15.6 μ, шипы 12—13.5 μ.

Озеро Ильменок, среди обрастаний сучьев и коряги в сильно прогретой воде — редко; сфагновое болото «Белый мох» — довольно много.

200. **Arthrodesmus convergens** Ehrenb. — Ролл, Род Arthrodesmus Ehrenb., стр. 15, табл. 4, фиг. 11—13, 1936.

Длина клеток 37.5—42 μ, ширина 39—46.5 μ, перешеек 10.5—12 μ, шипы 9—13.5—(15.6) μ.

Озеро Патруши́ха, в выжимках из сфагнов; сфагновые болота «Белый мох», Ивановское и Красковское — встречался в умеренном количестве.

201. **Arthrodesmus incus** (Bréb.) Hass. — Ролл, Род Arthrodesmus Ehrenb., стр. 18, табл. 5, фиг. 1—3, 1936.

Длина клеток 24—25.5 μ, ширина 18—19.5 μ, перешеек 7.5 μ, шипы 19.5—21 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов — очень редко.

202. **Arthrodesmus octocornis** Ehrenb. — Ролл, Род Arthrodesmus Ehrenb., стр. 17, табл. 5, фиг. 13, 14, 1936.

Длина клеток 19.2—19.8 μ, ширина 14.4—15 μ, перешеек 4.5—5.4 μ, шипы 6—7.5 μ.

Сфагновое болото «Белый мох», в выжимках из сфагнов и пузырчатки (лужи с водой по краю болота) — очень редко.

203. **Staurastrum acetophorum** West var. **genuinum** Grönbl. — Косинская, Новые и редкие десмидиевые водоросли, стр. 46, табл. 1, фиг. 10, 1949.

Длина клеток (вместе с отростками) 30—33.6 μ, ширина 31.2 — 33.6 μ, перешеек 6.6—7.2 μ.

Сфагновое болото Красковское, в выжимках из сфагнов, растущих по краю окнища, — очень редко.

204. **Staurastrum aculeatum** (Ehrenb.) Menegh. — West, Monogr. Desmid. V, p. 160, tab. 153, fig. 1—4, 1923.

Длина клеток 50.2 μ, ширина, включая шипы, 60 μ, перешеек 13.2 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из пузырчатки — редко; сфагновое болото Ивановское — очень редко.

205. **Staurastrum alternans** Bréb. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 170, tab. 126, fig. 8, 9, 1912.

Длина клеток 25.5—33 μ, ширина 25.5—33 μ, перешеек 7.5—9.5—(11.5) μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — редко.

206. **Staurastrum anatinum** Cooke et Wills — West, Monogr. Desmid. V, p. 142, tab. 146, fig. 7; tab. 147, fig. 1, 1923.

Длина клеток без отростков 33.6 μ, с отростками 50.4 μ, ширина с отростками 80.4 μ, перешеек 10 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов — очень, очень редко.

207. **Staurastrum apiculatum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. V, p. 6, tab. 129, fig. 6—8, 1923.

Длина клеток 20.4—22.5 μ, ширина 20.4—22.5 μ, перешеек 6 μ, длина шипов 2.3—3.6—(6) μ.

Озера Гусиное и Патруши́ха, среди обрастаний макрофитов — очень редко.

208. **Staurastrum arachne** Ralfs — West, Monogr. Desmid. V, p. 151, tab. 150, fig. 1, 1923.

Длина клеток 24 μ, ширина без отростков 15—16.5 μ, с отростками 45—48 μ, длина отростков 15—15.6 μ, перешеек 8.4—9.6 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — в небольшом количестве.

209. **Staurastrum arctiscon** (Ehrenb.) Lund. — West, Monogr. Desmid. V, p. 193, tab. 157, fig. 5, 1923.

Длина клеток с отростками 120 μ, без них 64.5 μ, ширина с отростками 112 μ, без них 48 μ, перешеек 27 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — очень редко.

210. **Staurastrum aristiferum** Ralfs — West, Monogr. Desmid. V, p. 22, tab. 132, fig. 10, 11, 1923.

Длина клеток без шипов 25.2—26.4 μ, с шипами 45.6—48 μ, ширина без шипов 24—24.6 μ, с шипами 43.2—43.8 μ, перешеек 6.6—7.2 μ, длина шипов 15.6 μ.

Озера Гусиное и Среднее, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — очень редко.

211. **Staurastrum aversum** Lund. var. **inflatum** Kossinsk. — Косинская. Новые и редкие десмидиевые водоросли, стр. 46, табл. 1, фиг. 9, 1949.

Длина клеток 45.6—46.8—(48) μ, ширина 39.6—42 μ, перешеек 8.4—9.6 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — в очень незначительном количестве.

212. **Staurastrum bacillare** Bréb. var. **obesum** Lund. — West, Monogr. Desmid. V, p. 84, tab. 141, fig. 11, 12, 1923.

Длина клеток с отростками 22.8 μ, ширина 21.6 μ, перешеек 7.2 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — очень редко.

213. **Staurastrum brasiliense** Nordst. var. **Lundellii** W. et G. West — West, Monogr. Desmid. V, p. 35, tab. 135, fig. 12, 13, 1923.

Длина клеток без шипов 72—79.2 μ, с шипами 110—124 μ, ширина без шипов 64.8—69 μ, с шипами 115—124 μ, перешеек 28.8—30 μ, шипы (18)—21—24 μ.

Озеро Гусиное (в ряде мест) и сфагновое болото Ивановское — редко.

214. **Staurastrum brevispinum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 145, tab. 123, fig. 1—3, 1912.

Длина клеток 33.6—36 μ, ширина 32.4—36 μ, перешеек 12—12.6 μ.

Святушино, лужа среди сфагнового болотца, в ржавом налете — редко.

215. **Staurastrum capitulum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 124, tab. 158, fig. 7, 10, 1912.

Длина клеток (33.6)—36—38.4 μ, ширина у основания полуклеток 21—22.4 μ, ширина вершин 24—25.4 μ, перешеек 13.2 μ.

Озерко Совенок, в выжимках сфагнов с плавуна у берега — очень редко.

216. **Staurastrum connatum** (Lund.) Roy et Biss. — West, Monogr. Desmid. V, p. 15, tab. 80, fig. 6—8, 1923.

Длина без шипов 20—24 μ, ширина 20.4—22.8 μ, перешеек 6.6—7.2 μ, длина шипов 9.6—12 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний сучьев, упавших в воду, — очень редко; сфагновое болото «Белый мох», лужа на краю этого болота, среди других водорослей — редко.

217. **Staurastrum cristatum** (Näg.) Arch. — West, Monogr. Desmid. V, p. 47, tab. 139, fig. 5, 1923.

Длина клеток без шипов 37.2—38.8 μ, ширина 39.6—43.2 μ, перешеек 16.8—19.2 μ.

Озерко Белое, среди обрастания макрофитов — редко.

218. **Staurastrem cuspidatum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. V, p. 23, tab. 132, fig. 13—15, 1923.

Длина клеток без шипов 21.6—26.4 μ, ширина (16.8)—18—24 μ, перешеек 4.8—6.6 μ, длина шипов (6.6)—9.6—12 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из сфагнов — редко; Святушино, маленькое озерко среди сфагнового болота — очень редко.

219. **Staurastrum Dickiei** Ralfs — West, Monogr. Desmid. V, p. 3, tab. 129, fig. 14, 15, 1923.

Длина клеток 40.8—43.5 μ, ширина 40.8—43.5 μ, перешеек 12 μ, длина шипов 3.8—4.8 μ. Отличается от данных Вестов более широкими перешейками.

Озера Ильменок, Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — редко.

220. **Staurastrum forficulatum** Lund. — West, Monogr. Desmid. V, p. 187, tab. 154, fig. 14—16, 1923.

Длина клеток без отростков 36 μ, с отростками 48 μ, ширина без отростков 33.4 μ, с отростками 50.4 μ, перешеек 13.2 μ.

Сфагновое болото «Белый мох», в выжимках из сфагнов — редко.

221. **Staurastrum furcatum** (Ehrenb.) Bréb. — West, Monogr. Desmid. V, p. 173, tab. 155, fig. 1—4, 1923.

Длина клеток с отростками 30 μ, ширина с отростками 24—30 μ, перешеек 9—10.5 μ.

Сфагновые болота «Белый мох» и Красковское — очень редко.

222. **Staurastrum furcigerum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. V, p. 188, tab. 156, fig. 7, 8, 11, 1923.

Длина клеток без отростков 48—50.2 μ, с отростками 70—74.4 μ, ширина с отростками 72—76.8 μ, перешеек 12—13.2 μ.

Озера Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов — редко.

223. **Staurastrum glabrum** (Ehrenb.) Ralfs — West, Monogr. Desmid. V, p. 2, tab. 129, fig. 2—5, 1923.

Длина клеток 24 μ, ширина без шипов 27.2—30 μ, перешеек 7.2 μ, длина шипов 7.2 μ.

Озеро Патрушиха, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — очень редко.

224. **Staurastrum grande** Bulnh. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 140, tab. 119, fig. 11—13; tab. 120, fig. 1, 1912.

Длина клеток 84—87 μ, ширина (81)—84—87 μ, перешеек 24—25.5 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег, — редко.

225. **Staurastrum inconspicuum** Nordst. — West, Monogr. Desmid. V, p. 86, tab. 141, fig. 4—7; tab. 142, fig. 8, 1923.

Длина клеток без отростков 14.4—15.6 μ, с отростками 18—19.2 μ, ширина клеток с отростками 18—19.2 μ, перешеек 7.2—8.4 μ. Вид клеток сверху 3—5-угольный.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов и упавших в воду сучьев — редко.

226. **Staurastrum inconspicuum** Nordst. var. **crassum** Gay — West, Monogr. Desmid. V, p. 87, tab. 141, fig. 8, 1923.

Длина клеток с отростками 12—13.2 μ., ширина 12—13.2 μ., перешеек 6.6—7.2 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов — очень редко.

227. **Staurastrum leptocanthum** Nordst. — Nordstedt, Desmid. Brasil., p. 229, tab. 4, fig. 46, 1870.

Длина клеток без отростков 30 μ., с отростками 60 μ., ширина без отростков 19.2 μ., с отростками 55.2 μ., перешеек 13.2 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний сучьев, упавших в воду, — очень редко.

228. **Staurastrum longispinum** (Bail.) Arch. — West, Monogr. Desmid. V, p. 33, tab. 34, fig. 1, 1923.

Длина клеток 93—99 μ., ширина без шипов 81—93 μ., перешеек 30—36 μ., длина шипов 24—39 μ.

Озеро Гусиное среди обрастаний макрофитов — в умеренном количестве.

229. **Staurastrum longispinum** (Bail.) Arch. forma.

Длина клетки 93 μ., ширина без шипов 81 μ., длина шипов 18—24 μ. Одна из полуклеток имела вполне нормальный облик, на другой наблюдалось развитие трех шипов на вершинных углах.

Озеро Гусиное, вместе с типом — встречена всего одна клетка.

230. **Staurastrum margaritaceum** (Ehrenb.) Menegh. — West, Monogr. Desmid. V, p. 131, tab. 150, fig. 5—9, 1923.

Длина клеток 26.4 μ., ширина с отростками 21.6—22.8 μ., перешеек 8.4 μ. У основания полуклеток наблюдается кольцо хорошо заметных гранул, как это изображено на рис. 7 и 9 в работе Вестов.

Озерко Поганка и Красковское сфагновое болото, в выжимках из сфагнов — очень редко.

231. **Staurastrum megacanthum** Lund. — West, Monogr. Desmid. V, p. 20, tab. 131, fig. 7, 8, 1923.

Длина 45—46 μ., ширина без шипов 48—48.8 μ., перешеек 13.5 μ., шипы 10.8 μ.

Озеро Среднее, в дерновинках водорослей, плавающих на поверхности воды, — очень редко.

232. **Staurastrum mucronatum** Ralfs var. **subtriangulare** W. et G. West — West, Monogr. Desmid. V, p. 12, tab. 130, fig. 13, 14, 1923.

Длина клетки 32.4 μ., ширина без шипов 32.4 μ., перешеек 10.8 μ., шипы 4.8 μ.

Озеро Патрушиха, среди нитчаток у берега — встречен всего один экземпляр.

233. **Staurastrum O'Mearii** Arch. — West, Monogr. Desmid. V, p. 13, tab. 132, fig. 5—8, 1923.

Длина клеток без шипов 15.6—16.8—(18) μ., ширина без шипов 14.4—16.8—(19.2) μ., перешеек 6—8.4 μ., длина шипов 6—10.2 μ.

Святушино, сфагновое болото — очень редко.

234. **Staurastrum ophiura** Lund. — West, Monogr. Desmid. V, p. 153, tab. 152, fig. 1, 2, 1923.

Длина клеток 66—72 μ., ширина без отростков 33—42 μ., с отростками 135—162 μ., перешеек 21—22.8 μ.

Озера Гусиное, Патрушиха и Среднее, среди обрастаний макрофитов и в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — в умеренном количестве.

235. **Staurastrum orbiculare** Ralfs — West, Monogr. Desmid. IV, p. 155, tab. 124, fig. 10, 11, 1912.

Длина клеток 50.4—56.2 μ., ширина 45.6 μ., перешеек 10.8 μ.

Озеро Среднее, в выжимках из пузырчатки — очень редко.

236. **Staurastrum orbiculare** Ralfs var. **depressum** Roy et Biss. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 158, tab. 124, fig. 17—19, 1912.

Длина клеток 25.5 μ, ширина 24—25.5 μ, перешеек 6 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — очень редко.

237. **Staurastrum orbiculare** Ralfs var. **hibernicum** W. et G. West — West, Monogr. Desmid. IV, p. 156, tab. 124, fig. 5—9, 1912.

Длина клеток 45.6—48 μ, ширина (38.4)—40.8—43.2 μ, перешеек 13.4—18 μ.

Озера Патрушиха и Среднее, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды и в выжимках из пузырчатки — редко.

238. **Staurastrum orbiculare** Ralfs var. **Ralfsii** W. et G. West — West, Monogr. Desmid. IV, p. 156, tab. 124, fig. 12, 13, 15, 16, 1912.

Длина клеток 36—37.2 μ, ширина 27.2 μ, перешеек 10.8 μ.

Сфагновое болото «Белый мох», лужа на краю его, в выжимках из сфагнов — очень редко.

239. **Staurastrum pachyrhynchum** Nordst. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 151, tab. 121, fig. 8, 9, 1912.

Длина клеток 34.8—36 μ, ширина (32.8)—34.8—36 μ, перешеек 9.6 μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов — редко.

240. **Staurastrum paradoxum** Meyen var. **longipes** Nordst. — West, Monogr. Desmid. V, p. 103, tab. 146, fig. 2, 3, 1923.

Длина клеток без отростков 24 μ, с отростками 72 μ, ширина без отростков 14.4 μ, с отростками 64.8 μ, перешеек 9.6 μ. Отличается немного меньшими размерами.

Озеро Гусиное, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — очень редко.

241. **Staurastrum punctulatum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 179, tab. 127, fig. 8—11, 13, 14, 1912.

Длина клеток 25.2—31.2 μ, ширина 24—28.8 μ, перешеек 12—14.4 μ.

Озера Патрушиха и Среднее; сфагновое болото «Белый мох» и канава с песчаным дном у озера Среднего — в небольшом количестве.

242. **Staurastrum punctulatum** Bréb. var. **Kjellmani** Wille — West, Monogr. Desmid. IV, p. 182, tab. 127, fig. 17—19, 21, 22, 1912.

Длина клеток 36—36.6 μ, ширина 28.8—30 μ, перешеек 10.8—16.8—(18) μ.

Озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов — редко.

243. **Staurastrum quadrispinatum** Turn. f. **minus** Kossinsk. — Косинская. Новые и наиболее редкие десмидиевые водоросли Валдайского района, стр. 50, табл. 1, фиг. 8, 1949.

Длина клеток без шипов (16.8)—18—20.4 μ, ширина без шипов (15)—16.2—17.4 μ, перешеек 6.6—7.2 μ, длина шипов 6—7.2 μ.

Сфагновое болото Красковское, в выжимках из сфагнов, растущих по краям окнищ, — редко.

244. **Staurastrum Sebaldii** Reinsch — West, Monogr. Desmid. V, p. 166, tab. 148, fig. 5, 6, 1923.

Длина клеток 84—88.8 μ, ширина с отростками 82.4 μ, перешеек 25.2 μ. От данных Вестов отличается несколько большей длиной клеток.

Озеро Среднее, в выжимках из пузырчатки и сфагнов — редко.

245. **Staurastrum setigerum** Cleve forma.

Длина клеток без шипов 50.4—60 μ, ширина без шипов 42.8—46 μ, перешеек 14.8—18 μ. Число более крупных шипов на углах клетки 2.

Отличается от типа меньшим числом шипов на оболочке клетки и более крупными их размерами, а также общим обликом клетки.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — очень редко.

246. **Staurastrum Simonyi** Heimerl. — West, Monogr. Desmid. V, p. 45, tab. 135, fig. 1—4, 1923.

Длина клеток без шипов (18)—19.2—20.4 μ, ширина без шипов (16.8)—18—20.4 μ, перешеек 6.6—7.2 μ.

Озеро Ильменок, в выжимках из прибрежных сфагнов — в небольшом количестве.

p. 247. **Staurastrum spongiosum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. V, 76, tab. 150, fig. 14, 1923.

Длина клеток 48 μ, ширина 40.5—42 μ, перешеек 10.5—12—(15) μ.

Сфагновое болото Красковское — очень редко.

248. **Staurastrum teliferum** Ralfs — West, Monogr. Desmid. V, p. 58, tab. 136, fig. 2—6, 1923.

Длина клеток без шипов 37.2—38.4 μ, ширина без шипов 32.4—33.6 μ, перешеек 9.6—10.8 μ, длина шипов 4.8—7.2 μ.

Озеро Нерцы, в выжимках из пузырчатки и среди обрастаний на камнях; сфагновое болото «Белый мох» — встречался в очень незначительных количествах.

249. **Staurastrum tetracerum** Ralfs — West, Monogr. Desmid. V, p. 118, tab. 144, fig. 1, 2, 1923.

Длина клеток без отростков 9 μ, с отростками 24 μ, ширина без отростков 7.5 μ, с отростками 24 μ, перешеек 4.8 μ.

Озеро Гусиное, среди обрастаний макрофитов — очень редко.

250. **Staurastrum tohopekaligense** Wolle var. **trifurcatum** W. et G. West — West, Monogr. Desmid. V, p. 179, tab. 155, fig. 12, 14, 1923.

Длина клеток без отростков 33.6—37.5 μ, с отростками 61.5—64.8 μ, ширина без отростков 26.4—30 μ, с отростками 60 μ, перешеек 14.4—15.6 μ. Отличается несколько более широкими перешейками.

Озеро Среднее, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — очень редко.

251. **Staurastrum tumidum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. IV, p. 142, tab. 122, fig. 1—5, 1912.

Длина клеток 115.2—132 μ, ширина 91.2—96 μ, перешеек 52.8—57 μ.

Сфагновое болото Ивановское, в выжимках из сфагнов из разных мест болота — встречен в умеренном количестве.

252. **Staurastrum vestitum** Ralfs — West, Monogr. Desmid. V, p. 158, tab. 151, fig. 9—11; tab. 152, fig. 5, 6, 1923.

Длина клеток 33.6—43.2 μ, ширина с отростками 55.2—90 μ, перешеек 12—(15) μ. Отличается более широкими перешейками.

Озеро Среднее, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды; сфагновое болото Ивановское — редко.

253. **Staurastrum Wandae** Racib. — Raciborski, Nowe desmidyje, p. 100, tab. 7, fig. 9, 1890.

Длина клеток без шипов 19.2—22.5 μ, ширина без шипов 13.2—16.8—(18) μ, перешеек 10.5—13.2 μ, длина шипов 6—7.2—(9.6) μ.

Сфагновое болото Красковское, по краям окнищ — довольно много.

254. **Sphaerozosma Wallichii** Jacobs. var. **anglicum** W. et G. West — West, Monogr. Desmid. V, p. 215, tab. 160, fig. 10, 11, 1923.

Длина клеток 10.8 μ, ширина 10.8 μ, перешеек 6 μ, толщина 5.4 μ.

В луже по краю сфагнового болота «Белый мох», в выжимках из пузырчатки — очень редко.

255. **Onychonema filiforme** (Ehrenb.) Roy et Biss. — West, Monogr. Desmid. V, p. 216, tab. 160, fig. 13, 14, 1923.

Длина клеток 12 μ, ширина 12 μ, перешеек 3.6 μ, длина отростков 4.2 μ.

Сфагновое болото «Белый мох», в выжимках из сфагнов — очень, очень редко.

256. **Spondylosium pulchellum** Arch. — West, Monogr. Desmid. V, p. 227, tab. 161, fig. 1—3, 1923.

Длина клеток 9.8—10.5 μ, ширина 9 μ, перешеек 3 μ, ширина вершин 6 μ. Отличается несколько меньшими размерами.

Сфагновое болото «Белый мох», в выжимках из сфагнов — редко.

257. **Hyalotheca dissiliens** (Sm.) Bréb. — West, Monogr. Desmid. V, p. 229, tab. 161, fig. 16—27, 1923.

Длина клеток 15—18 μ, ширина 18—20.4 μ. Зиготы 16.8—24 μ в диаметре.

Сфагновое болото Красковское, в выжимках из сфагнов из различных мест болота — в умеренном количестве.

258. **Hyalotheca mucosa** (Mert.) Ehrenb. — West, Monogr. Desmid. V, p. 235, tab. 162, fig. 1—4, 1923.

Длина клеток 16.5—18 μ, ширина 18—19.5 μ.

Озеро Патрушиха, в пленках водорослей, плавающих на поверхности воды, — очень редко.

259. **Desmidium aptogonum** Bréb. — West, Monogr. Desmid. V, p. 242, tab. 164, fig. 1—3, 1923.

Длина клеток 16.5—18 μ, ширина 28.8—30 μ.

Святушино, маленькое озерко и лужа на сфагновом болотце, в ржавом налете и в выжимках из пузырчатки — редко.

260. **Desmidium cylindricum** Grev. — West, Monogr. Desmid. V, p. 249, tab. 164, fig. 7—10, 1923.

Длина клеток 21—24—(25.5) μ, ширина (наиболее крупных) клеток 40.8—51 μ.

Сфагновое болото Ивановское, во влажной ложбинке, в выжимках из сфагнов — много; озеро Гусиное, в выжимках из сфагнов, окаймляющих берег, — редко.

261. **Desmidium Schwarzii** Ag. — West, Monogr. Desmid. V, p. 246, tab. 163, fig. 5—8, 1923.

Длина клеток 16.5—18 μ, ширина 36—37.5—(43.5) μ.

Озеро Среднее, в выжимках из пузырчатки — редко; сфагновое болото Красковское, в выжимках из сфагнов — в умеренном количестве.

262. **Gymnozyga moniliformis** Ehrenb. — West, Monogr. Desmid. V, p. 255, tab. 165, fig. 8, 9, 1923.

Длина клеток (22.5)—25.5—28.8 μ, ширина 18—19.2—(20.8) μ. Зиготы 26.4—33 μ длины, 18—21 μ ширины.

Сфагновое болото «Белый мох» — редко; сфагновое болото Красковское — в довольно большом количестве, нередко с зиготами.

263. **Gymnozyga moniliformis** Ehrenb. var. **gracilescens** Nordst. — West, Monogr. Desmid. V, p. 256, tab. 165, fig. 10; tab. 166, fig. 10, 1923.

Длина клеток 27—30 μ, ширина 15 μ.

Красковское сфагновое болото, в выжимках из сфагнов, растущих по краю окнищ, — редко.

ЛИТЕРАТУРА

Воронихин Н. Н. Материалы для флоры пресноводных водорослей Кавказа. VII. Desmidiaceae. Журн. Русск. бот. общ., XI, 1—2, Л., 1926, стр. 49—86.

Воронихин Н. Н. Материалы для флоры пресноводных водорослей Ленинградской области. I. Водоросли бассейна р. Невы. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, вып. 4, за 1938 г., М.—Л., 1940, стр. 59—81.

Косинская Е. К. Euastrum verrucosum Ehrenb. v. alatum Wolle f. minus (Lobik) Kossinsk. comb. nova. Сов. бот., № 4, М.—Л., 1936, стр. 110—111, табл. I.

Косинская Е. К. Новые и редкие десмидиевые водоросли. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, VI, вып. 1—6, М.—Л., 1949, стр. 42—46.

Косинская Е. К. Новые и наиболее редкие десмидиевые водоросли Валдайского района. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, VI, вып. 1—6, М.—Л., 1949, стр. 47—50.

Ролл Я. В. Материалы к флоре водорослей России. Род Closterium Nitzsch. Труды Общ. испыт. прир. при Харьк. унив., XLVII, вып. 2, Харьков, 1915, стр. 171—242.

Ролл Я. В. Материалы к флоре водорослей СССР. Род Micrasterias Ag. Русск. архив протист., IV, вып. 3—4, М., 1925, стр. 235—253.

Ролл Я. В. Материалы к флоре водорослей СССР. Роды Pleurotaenium Naeg., Docidium (Bréb.) Lund. и Triploceras Bail. III. Наукові записки Харківськ. наук.-дослідч. катед. Ботан., I, Харьков, 1927, стр. 57—74.

Ролл Я. В. Матеріали до флори водоростей УРСР. Рід Penium Bréb. Журн. Инст. бот. УАН, № 6 (14), Київ, 1935, стр. 3—22.

Ролл Я. В. Матеріали до флори водоростей УРСР. Xanthidium Ehrb. и Arthrodesmus Ehrb. Журн. Инст. бот. УАН, № 10 (18), Київ, 1936, стр. 3—31.

Krieger W. Die Desmidiaceen in Rabenhorst's Kryptogamen.-Flora von Deutschland, Oesterreich u. d. Schweiz, XIII, 1 Teil, Lief. 1—4, 1933—1937, pp. 1—712; 2 Teil, Lief. 5, 1939, pp. 1—117.

Lundell P. De Desmidiaceis, quae in Suecia inventae sunt, observationes criticae. Nov. act. Regn. Soc. Ups., Ser. 3, VIII, 1, Upsala, 1871, pp. 1—100.

Nordstedt O. Desmidiaceae in E. Warming, Symbolae ad Floram Brasiliae centralis cognoscendam. Vid. Medd. naturh. Foren. i Kjöbenhavn, № 14, Kjöbenhavn, 1870, pp. 195—234.

Raciborski M. Desmidyje nowe. Pamiętnik Wydz. III, Akad. Umiejętności w Krakowie. XVII, Krakow, 1890, pp. 73—113.

Ryppova H. Les algues des petits lacs tourbaux dits Suchary, environs du lac de Wigry. Arch. Hydrobiol. u. Icht. Suwalki, 1927.

West W. a. G. S. A Monograph of the british Desmidiaceae. Ray Society. I—IV, London, 1904, pp. 1—224; 1905, pp. 1—204; 1908, pp. 1—273; 1912, pp. 1—191.

West W. a. G. S., Carter N. A Monograph of the british Desmidiaceae. Ray Soc. V, London, 1923, pp. 1—300.

Статья принята к печати в январе 1951 г.

Таблица I[1]

1. *Closterium attenuatum* Ehrenb. с зиготой. (Увел. около 180).
2. *Euastrum ansatum* Ralfs. (Увел. около 540).
3. *E. ansatum* Ralfs с зиготой. (Увел. около 440).
4. *E. ansatum* Ralfs var. *pyxidatum* Delp. (Увел. около 540).
5. *E. ansatum* Ralfs var. *rhomboidale* Duc. (Увел. около 540).
6. *E. binale* (Turp.) Ehrenb. (Увел. около 540).
7—9. *E. binale* (Turp.) Ehrenb. f. *Gutwinskii* Schmidle. (Увел. около 540).
10. *E. divaricatum* Lund. (Увел. около 540).
11, 12. *E. insigne* Hass. (Увел. около 540).
13, 14. *E. intermedium* Cleve. (Увел. около 540).
15. *E. sinuosum* Lenorm. (Увел. около 540).
16. *E. sinuosum* Lenorm. var. *reductum* W. et G. West. (Увел. около 540).

---

[1] На всех трех таблицах приведены оригинальные рисунки автора.

ТАБЛИЦА I

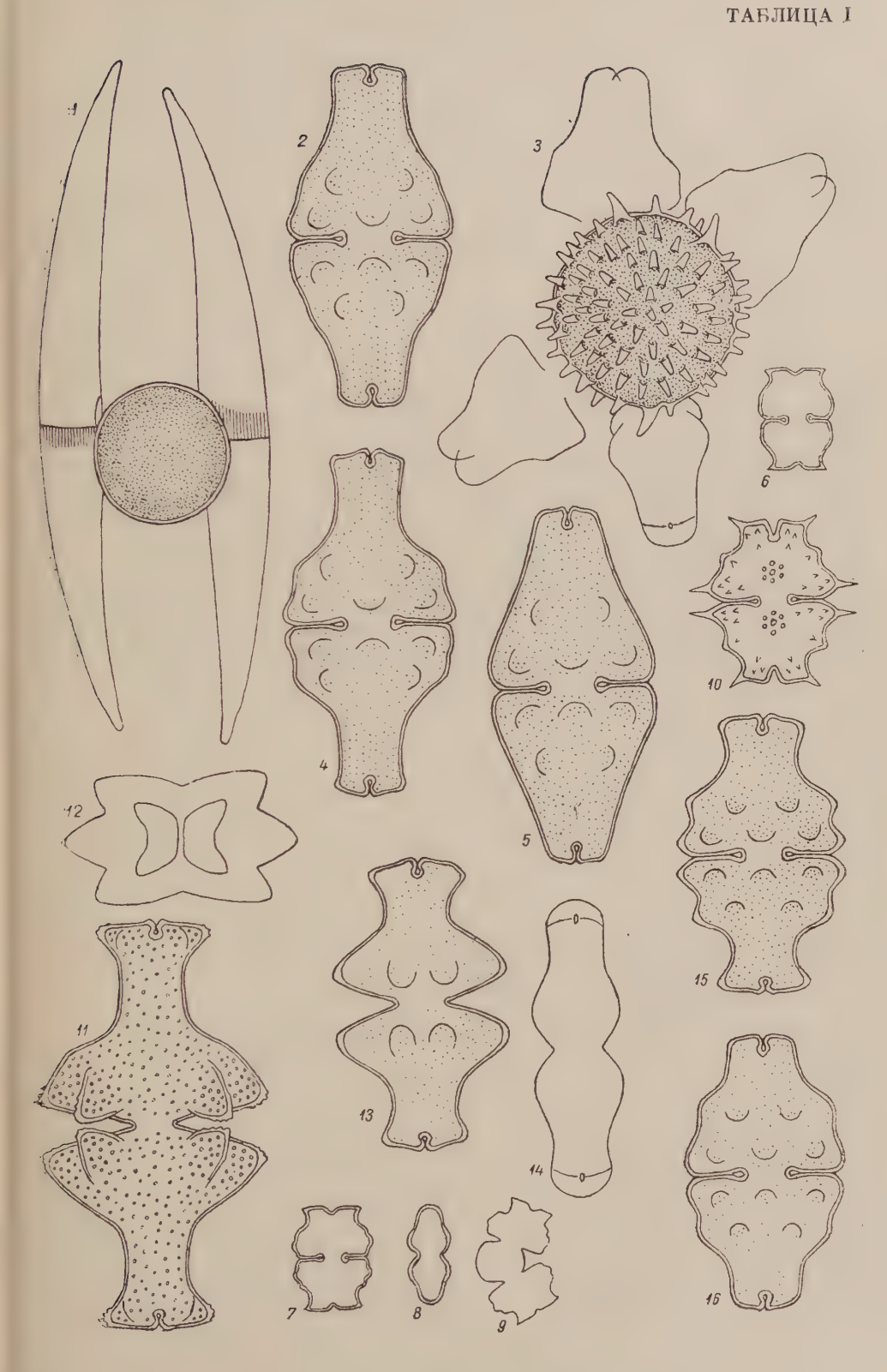


Таблица II

1—3. *Euastrum vigrense* Rypp. (Увел. около 440).
4, 5. *Cosmarium contractum* Kirchn. (Увел. около 440).
6, 7. *Cosm. cucurbita* Bréb. (Увел. около 440).
8. *Cosm. holmiense* Lund. (Увел. около 440).
9. *Cosm. holmiense* Lund. var. *integrum* Lund. (Увел. около 440).
10. *Cosm. pachydermum* Lund. var. *aethiopicum* W. et G. West. (Увел. около 440).
11. *Cosm. pseudopyramidatum* Lund. (Увел. около 440).
12. *Cosm. pseudopyramidatum* Lund. с зиготой (Увел. около 440).
13. *Cosm. rectangulare* Grun. var. *hexagonum* (Elfv.) W. et G. West. (Увел. около 440).
14. *Cosm. subundulatum* Wille. (Увел. около 440).
15. *Xanthidium antilopeum* (Bréb.) Kütz. var. *polymazum* Nordst. (Увел. около 440).
16. *Xanth. cristatum* Bréb. var. *leiodermum* (Roy et Biss.) Turn. (Увел. около 440).
17, 18. *Arthrodesmus octocornis* Ehrenb. (Увел. около 440).

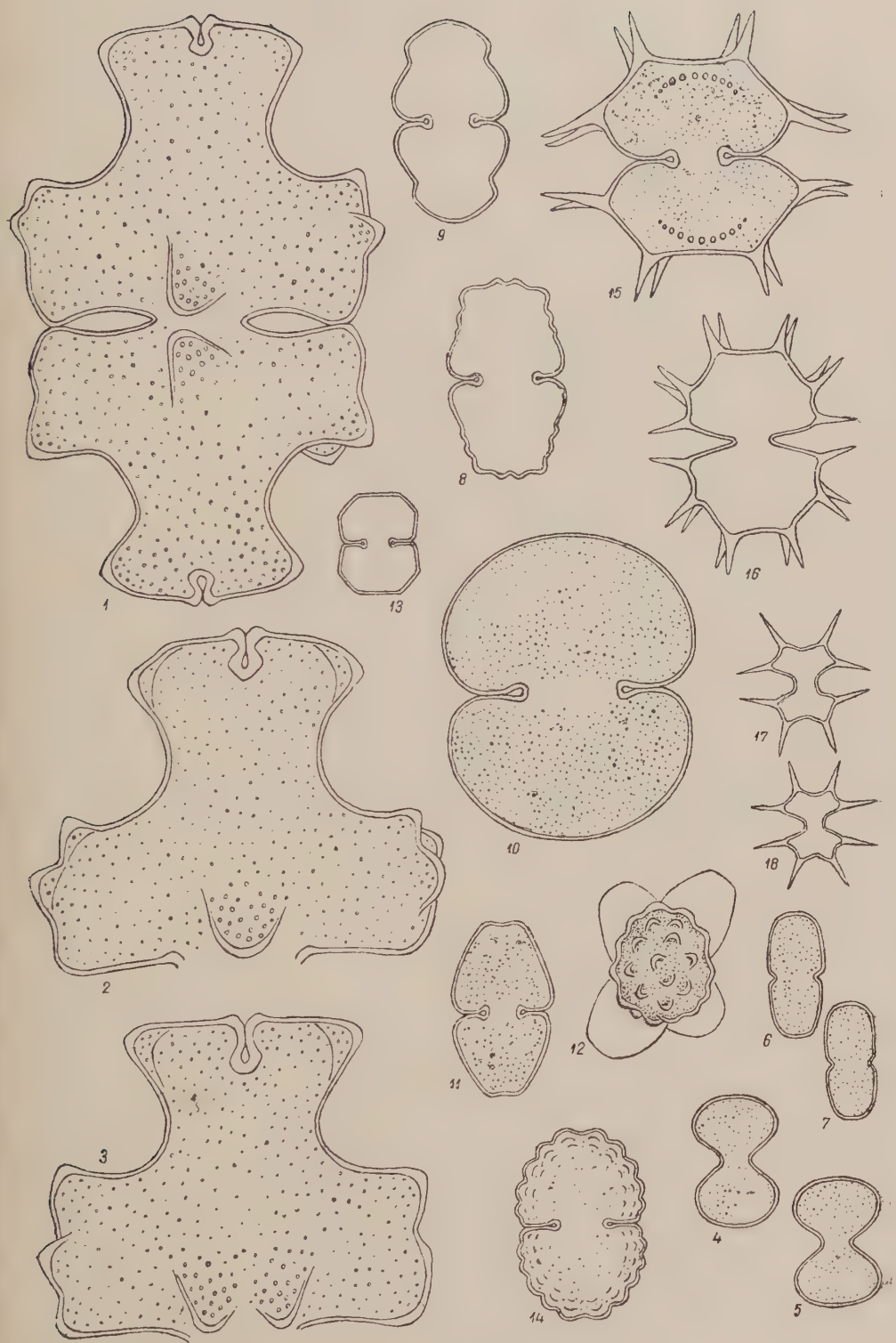
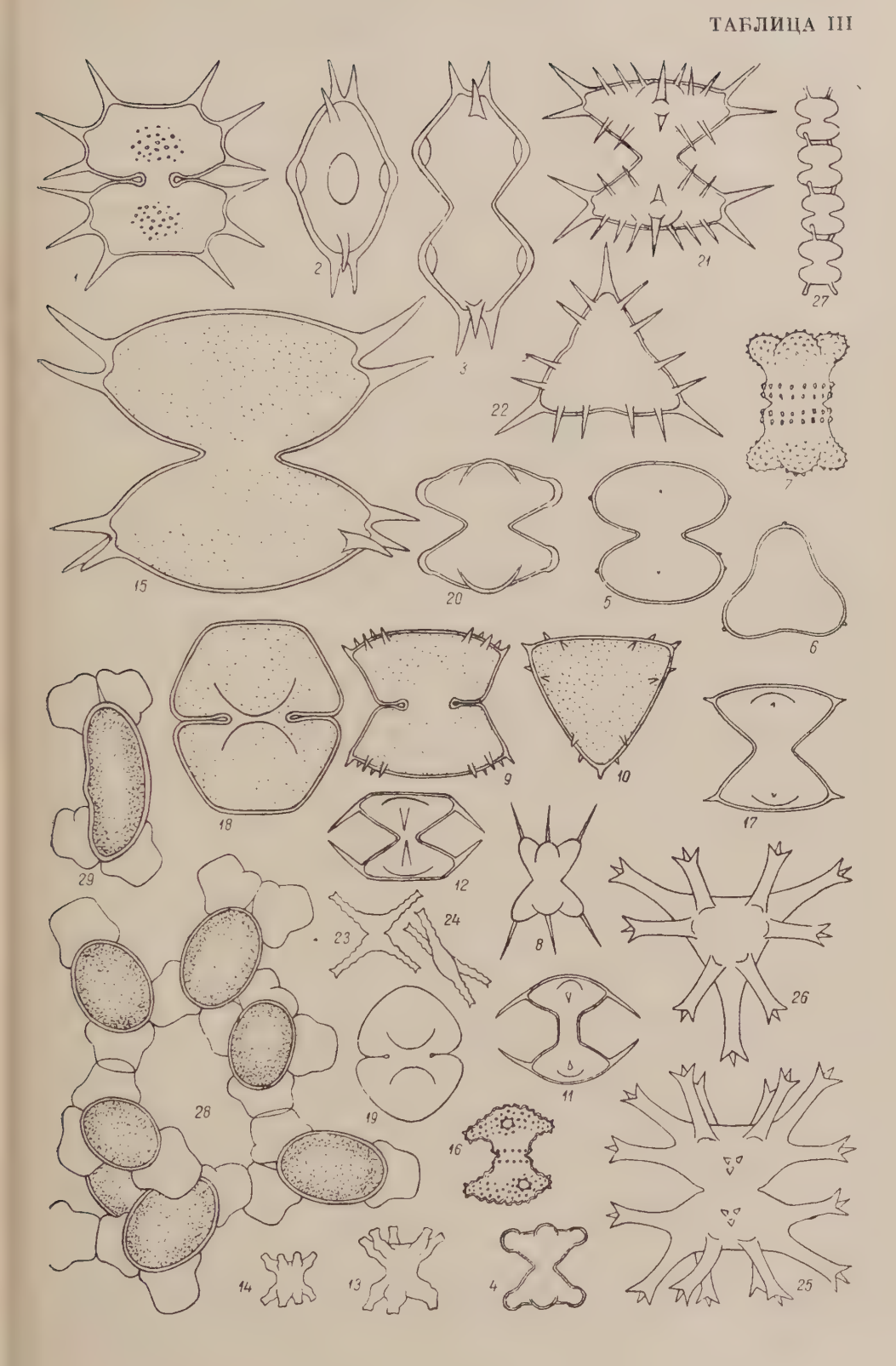

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

Таблица III

1—3. *Xanthidium antilopeum* (Bréb.) Kütz. var. *hebridarum* W. et G. West. (Увел. около 540).
4. *Staurastrum bacillare* Bréb. var. *obesum* Lund. (Увел. около 540).
5, 6. *St. brevispinum* Bréb. (Увел. около 540).
7. *St. capitulum* Bréb. (Увел. около 540).
8. *St. connatum* (Lund.) Roy et Biss. (Увел. около 540).
9, 10. *St. cristatum* Näg. (Увел. около 540).
11. *St. cuspidatum* Bréb. (Увел. около 540).
12. *St. glabrum* (Ehrenb.) Ralfs. (Увел. около 540).
13. *St. inconspicuum* Norsdt. (Увел. около 540).
14. *St. inconspicuum* Nordst. var. *crassum* Gay. (Увел. около 540).
15. *St. longispinum* (Bail.) Arch. forma. (Увел. около 440).
16. *St. margaritaceum* (Ehrenb.) Menegh. (Увел. около 540).
17. *St. mucronatum* Ralfs var. *subtriangulare* W. et G. West. (Увел. около 540).
18. *St. orbiculare* Ralfs var. *hibernicum* W. et G. West. (Увел. около 540).
19. *St. orbiculare* Ralfs var. *Ralfsii* W. et G. West (Увел. около 540).
20. *St. pachyrhynchum* Nordst. (Увел. около 540).
21, 22. *St. setigerum* Cleve forma. (Увел. около 440).
23, 24. *St. tetracerum* Ralfs. (Увел. около 540).
25, 26. *St. tohopekaligense* Wolle var. *trifurcatum* W. et G. West. (Увел. около 540).
27. *Onychonema filiforme* (Ehrenb.) Roy et Biss. (Увел. около 540).
28, 29. *Gymnozyga moniliformis* Ehrenb. с зиготами. (Увел. около 540).


1
2
3
21
27
22
7
15
20
5
6
18
9
10
17
29
12
8
23
24
26
28
19
11
16
14
13
4
25

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

М. А. ЛИТВИНОВ, В. Н. ГИРЕНКО, М. И. ГОЛАНД
и Н. Н. БАРКОВСКАЯ

ПРИМЕНЕНИЕ ЛЮМИНЕСЦЕНТНОГО АНАЛИЗА К ИЗУЧЕНИЮ ВИДОВЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ РОДА ASPERGILLUS MICH.

Люминесцентный метод исследования микроскопических грибов до сих пор ничего существенного не дал для характеристики их видовой специфики. По данным Лассауэра, Дюпе и Лейкаля (Danckwortt, 1949), все бактерии и грибы в водных взвесях, освещенные лучами Вуда, обладают одинаковой от бело-голубого до фиолетового цвета флуоресценцией, а по Лескову (1940) колонии окрашенных форм микробов даже сохраняют в этом свете цвет природного их пигмента.

В настоящем сообщении изложены полученные нами данные о флоресцирующих свойствах различных видов плесневых грибов из рода *Aspergillus* Mich. в фильтрованном ультрафиолетовом свете («черном свете»). В качестве источника ультрафиолетового света использовалась ртутно-кварцевая лампа ПРК-4. Свет лампы пропускался через светофильтр УФС-3, поглощающий почти весь видимый свет и прозрачный для длины волн в 300—400 ммк.[1] Окраска колоний аспергиллов в ультрафиолетовом свете в большинстве случаев резко отличалась от цвета колоний в видимом свете.

Обработка колоний грибов такими флуорохромами, как флюоресцеин, В-нафтол и акрихин, в концентрации 0.1—0.2% не выявила у них специфических особенностей. Флуоресценция этих флуорохромов, нанесенных на колонии различных аспергиллов, не изменялась ни по окраске, ни по интенсивности свечения.

Характерную флуоресценцию аспергиллов в УФ свете нам удалось получить в результате предварительной обработки колоний грибов различными жидкими химическими реагентами. Использованные реактивы не обладали заметной собственной флуоресценцией. Появлявшееся свечение наблюдалось главным образом в реактивах, проникавших в поверхность колоний грибов. Однако не все жидкие химические соединения могут смачивать и проникать вглубь колоний плесневых грибов. Водные растворы различных минеральных соединений (как, например, натриевой щелочи, азотной, соляной и других кислот) не обладают способностью

[1] Для устранения искажений в окраске цвета флуоресценции, которые возникают вследствие прохождения через светофильтр УФС-3 некоторой части красных и синих лучей, мы визуальное наблюдение над флуоресценцией почти всегда осуществляли через желтый светофильтр.

самостоятельно вытеснять воздух из узких капиллярных щелей колоний, образованных густым сплетением конидиеносцев и мицелия, покрытых сверху плотным слоем конидий. Поэтому перед облучением грибов в УФ свете их колонии обрабатывались 70—75°-м этиловым спиртом. Такое разведение спирта наименее деформирует колонию и в то же время вполне достаточно для того, чтобы в колонию после ее обработки спиртом легко могли проникнуть водные растворы минеральных щелочей и кислот. Таким образом, неорганические химические соединения применялись фактически в виде водно-спиртовых растворов. Используемые нами органические вещества, за исключением водного раствора уксусной кислоты, легко, без затруднения проникали в толщу колоний грибов. Грибы выращивались в лабораторных условиях на сусло-агаре (pH 5.8; Ball. 7°) в чашках Петри в течение двух недель при температуре 23—25° Ц. Развившиеся колонии грибов были покрыты значительным слоем образовавшихся на поверхности конидий. Цвет конидий в основном придавал окраску колониям грибов. Перед облучением колоний грибов

Флуоресценция

Вид аспергилл	Цвет колоний в видимом свете	Цвет колоний в УФ свете	Наименование химических веществ,			
			этиловый спирт	водно-спиртовый раствор натриевой щелочи	водно-спиртовый раствор соляной кислоты	водно-спиртовый раствор азотной кислоты
			цвет флуо			
Aspergillus versicolor . .	Светлозелено-сероватый с желтой прослойкой.	Матово-коричневый.	—	—	Бледно.-голубой	—
A. fumigatus	Темнозеленый.	Темнокоричневый.	—	—	Яркозеленый.	Ярко желто-зеленый.
A. citrosporus . . .	Серовато-желтовато-зеленый.	Коричневый с кремовым ободком.	—	Ярко светлоголубой.	—	—
A. Sydowi .	Зеленоватый.	Кофейно-коричневый.	—	Желтовато-зеленоватый.	Слегка желтовато-зеленоватый.	—
A. ustus . .	Белесовато-серый.	Коричнево-серый.	Слегка бледно-голубоватый.	Слегка зеленовато-желтоватый.	Слегка бледно-голубоватый.	Желтовато-золотистый.
A. niger . .	Темнокоричневый.	Коричневато-черный	Желто-зеленый.	Зеленоватый.	Интенсивно желто-зеленый.	Желто-зеленый.
A. glaucus .	Зеленовато-фиолетовый.	Яркозеленоватый.	—	Яркозеленый.	Зеленоватый.	—

УФ светом снималась верхняя чашка Петри с целью избежания дополнительной флуоресценции стекла. Колонии гриба разрезались на 13—14 равных квадратиков размером примерно в 4 см². Каждый квадратик колоний до облучения в УФ свете обрабатывался тем или иным химическим реактивом. Нами применялся постоянный набор реактивов: этиловый спирт, серный эфир, хлороформ, бензол, ацетон, бензин и 1/10 N водные растворы соляной, азотной, серной, уксусной кислот и натриевой щелочи. Предварительная обработка колоний аспергиллов указанными выше химическими веществами давала возможность в УФ свете выявить у них флуоресценцию со следующими качественными особенностями для каждого вида гриба.

Колония гриба *A. versicolor* Tierb. (3 секция), выращенная на сусло-агаре, при видимом свете имеет светлозеленую, несколько сероватую с желтыми прослойками окраску; в УФ свете колония приобретает матовый коричневый цвет. При обработке колонии хлороформом, серным эфиром или ацетоном у нее на поверхности возникает яркое желто-золо-

видов аспергиллов

применённых для обработки колонии грибов						
водно-спиртовый раствор серной кислоты	водно-спиртовый раствор уксусной кислоты	хлороформ	ацетон	серный эфир	бензол	бензин
ресценции						
—	Слегка желтый.	Золотистый.	—	Ярко желто-золотистый.	Слегка золотистый.	—
Ярко желто-зеленый.	Ярко желто-зеленоватый.	Слегка зеленоватый.	Слегка зеленоватый.	Слегка зеленоватый.	Слегка зеленоватый.	Слегка зеленоватый.
—	—	—	—	—	—	—
—	Слегка белесоватый.	Слегка золотистый.	Слегка золотистый.	Золотистый.	Слегка золотистый.	—
—	Слегка бледно-голубоватый.	—	—	—	—	—
Слегка желто-зеленый.	Слегка зеленоватый.	—	Слегка желто-зеленый.	Зеленовато-желтый.	—	—
Слегка зеленоватый.	—	—	—	—	—	—

тистое флуоресцирующее свечение. Свечение также наблюдается и в жидкости реактива, сливаемого с поверхности обработанной колонии. Подобная флуоресценция, но слабее по интенсивности, замечается у колоний, обработанных спирто-водным раствором уксусной кислоты. Водно-спиртовый раствор соляной кислоты вызывает бледноголубое свечение. Другие химические реагенты не смогли вызвать флуоресценцию гриба.

Колония гриба *A. fumigatus* Fres. (4 секция) в видимом свете имеет темнозеленый цвет; в УФ свете колония принимает темнокоричневую окраску. При обработке колонии спирто-водным раствором азотной, уксусной или серной кислот возникает яркая желто-зеленая флуоресценция; при применении водно-спиртовых растворов соляной кислоты окраска свечения становится более зеленоватого оттенка.

Колония гриба *A. citrosporus* Höhn. (13 секция) в видимом свете имеет сероватый, желтовато-зеленый цвет с белым по периферии ободком; в УФ свете колония коричневого цвета, ободок кремоватой окраски. Колония при обработке ее спирто-водным раствором натриевой щелочи флуоресцирует светлоголубым цветом.

Колония гриба *A. Sydowi* Bain. (4 секция) в видимом свете зеленоватого цвета; в УФ свете она приобретает кофейно-коричневый цвет. При обработке колонии спирто-водным раствором натриевой щелочи возникает флуоресценция желтовато-зеленой окраски; при обработке колонии эфиром, бензолом и другими органическими растворителями свечение становится золотистым.

Колония гриба *A. ustus* Bain. (9 секция) в видимом свете белесовато-серая; в УФ свете она становится коричневато-серой. При обработке водно-спиртовым раствором азотной кислоты наблюдалась флуоресценция желто-золотистого цвета; при обработке колонии спиртоводным раствором соляной и уксусной кислот свечение бледноголубоватого оттенка.

Колония гриба *A. niger* v. Tiegh. (6 секция) в видимом свете и УФ свете коричневато-черного цвета. При обработке колонии этиловым спиртом возникает флуоресценция желто-зеленоватого цвета; спиртоводным раствором натриевой щелочи — более зеленоватого оттенка; спирто-водным раствором соляной кислоты — интенсивно желто-зеленая; спирто-водным раствором уксусной кислоты — слегка зеленоватая флуоресценция.

Колония гриба *A. glaucus* Sacc. (2 секция) в видимом свете зеленовато-фиолетового цвета; в УФ свете при обработке колонии спиртоводным раствором натриевой щелочи возникает яркозеленоватого цвета флуоресценция; при применении спирто-водного раствора серной кислоты указанная флуоресценция по интенсивности значительно снижается.

Более подробные данные о флуоресценции грибов см. в таблице.

Полученные нами данные позволяют сделать следующие выводы.

Люминесцентный анализ, во-первых, в значительной степени дополняет видовую характеристику аспергиллов и облегчает их определение; во-вторых, делает возможным выявление разрастания аспергиллов в различных субстратах, в частности в пищевых и промышленных материалах, в которых они визуально подчас трудно или почти не поддаются обнаружению.

ЛИТЕРАТУРА

Лесков Г. Д. Люминесценция бактерий и грибков. Вопросы питания, т. 9, 1940, стр. 28.

Danckwortt P. W. Lumineszenz-analyse in filtrierten ultravioletten Licht. 1949.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

О. П. НИЗКОВСКАЯ

ОБРАЗОВАНИЕ АНТИБИОТИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ГРИБОМ VERTICILLIUM LATERITIUM (FR.) RABH. В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Почвенный гриб из группы несовершенных грибов, определенный как *Verticillium lateritium* (Fr.) Rabh., образует антибактериальное вещество, оказывающее действие только на грамположительные формы бактерий (табл. 1). Данный гриб в 1945 г. был обнаружен в г. Сталинабаде профессором В. Ф. Купревичем на клубне картофеля. Впервые антимикробные свойства гриба выявил старший научный сотрудник Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР М. А. Литвинов. Наблюдения над штаммом показали, что образование активного вещества находилось в прямой связи с его культуральными признаками, а последние целиком зависели от питательной среды, на которой выращивался гриб. На одних средах гриб образовывал стерильный мицелий, а на других давал обильное конидиальное спороношение. Было предположено, что образование антибиотика у *V. lateritium* в какой-то мере связано с процессом спороношения. Дальнейшая работа с культурой гриба подтвердила наше предположение.

Следует отметить, что *V. lateritium*, представляя безусловно научный интерес как новый продуцент антибиотика, до сих пор не описанный в литературе, по своему действию на бактерии заметно уступает штамму *Penicillium chrysogenum*, производящему пенициллин.

При выявлении наиболее благоприятных условий для образования грибом антибиотического вещества был испытан ряд питательных сред, как минеральных с минеральными и органическими источниками

Таблица 1

Антибактериальный спектр *V. lateritium*
(Размер зоны задержки роста бактерий в мм)

Бактерии	Зона
Staphylococcus aureus	19
St. albus	18
Mycobacterium sp.	8
Bacterium coli	0
Bacillus proteus vulgaris	0

азота, так и органических. Основной минеральной средой служила среда следующего состава из расчета на 1 литр дистиллированной воды: KH_2PO_4 — 0.5 г, KCl — 0.5 г, $MgSO_4$ — 0.5 г, $FeSO_4$ — 0.01 г, декстрозы — 40 г. Источниками азота служили — $NaNo_3$, $(NH_4)_2HPO_4$ и аспарагин. Из органических сред были использованы мясопептонный бульон (МПБ) и водная вытяжка из картофеля. В колбы Эрленмейера емкостью в 100 куб. мм вносились среды в количестве 30 мм. Посев споровой эмульсией. Выращивание производилось в термостате при 25—28° С.

На минеральной среде с нитратом развивается сильно складчатая колония с налетом конидий кирпично-красного цвета. Культуральная жидкость окрашивается в тот же цвет. Реакция среды изменяется незначительно, от pH 5.3 в первые дни роста до pH 6.2 через месяц после посева. Потребление декстрозы происходит достаточно энергично. При замене декстрозы арабинозой пышно развивается белый воздушный мицелий, с возрастом желтеющий. На среде с лактозой колонии гладкие, бархатистые от налета спор.

Наибольшая активность наблюдается на среде с декстрозой и лактозой. Накопление антибиотика в культуральной жидкости происходит медленно, но, достигнув максимума, долго продолжает держаться на одном уровне. В этом отношении *V. lateritium* сильно отличается от активных штаммов *Penicillium*. Добавление к среде с декстрозой 5% дрожжевого экстракта увеличивало активность культуральной жидкости. Напротив, добавление витамина B_1 (600 μg на 1 литр среды) не оказывало стимулирующего действия на выход антибиотика.

В культуре с фосфорнокислым аммонием развивается погруженный в жидкость бесцветный стерильный мицелий. Спороношение отсутствует. Культуральная жидкость бесцветная. Реакция среды кислая (pH 3.9—4.4). Декстроза почти целиком остается неиспользованной в растворе. Антибактериальная активность отмечена два раза в течение развития гриба.

В культуре с аспарагином образуется плотная пленка с густым спороношением. Позднее развивается белый воздушный мицелий. Культуральная жидкость оранжевого цвета. Реакция среды слабо кислая, pH 5.3—6.3. Значительная антибактериальная активность отмечена в течение всего срока наблюдений.

На МПБ образуется бесцветная, но очень плотная пленка при крайне незначительном потреблении углеводов. Спороношение отсутствует. Реакция среды сохраняется слабо кислой (pH 5.5—5.8).

На сусле, разведенном водой, гриб развивается в виде ослизненной пленки без спороношения. Культуральная жидкость неактивна. Между тем на той же среде, но с агаром, гриб выделяет в среду значительное количество активного вещества. Тот факт, что гриб, будучи неактивен на жидкой среде, становится активным на агаризованной среде, неоднократно подчеркивался многими исследователями. Это явление, природа которого до настоящего момента точно не выяснена, особенно характерно для высших грибов, но встречается и среди несовершенных.

На картофельной среде [1] с декстрозой развивается плотная пленка с обильным спороношением. Культуральная жидкость темного винно-красного цвета. Реакция среды из слабо кислой (pH 6.25) становится нейтральной и даже щелочной в конце развития гриба. Расход декстрозы

---

[1] Способ приготовления картофельной среды: 250 г очищенного и тщательно вымытого картофеля натирается на терке и заливается одним литром водопроводной воды. Экстракция длится на холоде 18—20 часов, после чего экстракт отфильтровывается, нагревается до кипения, чтобы выпал осадок, который иначе выпадает при стерилизации, и вновь фильтруется. На литр экстракта берется 40 г декстрозы.

умеренный. В течение длительного периода развития отмечена высокая антибактериальная активность. При замене декстрозы сахарозой внешний вид культуры оставался прежним, но не происходило образования активного вещества.

На основании вышеизложенного и данных, приведенных в табл. 2, очевидно, что наибольший выход антибиотика у *V. lateritium* происходит на картофельной среде, т. е. там, где спороношение было наиболее обильным. На среде с аспарагином образование антибиотика шло несколько слабее. На среде с нитратным азотом выход антибиотика был еще

Таблица 2

Образование антибиотического вещества грибом *V. lateritium* при выращивании на средах различного состава

День	Декстрозно-минеральная среда с $NaNO_3$			Декстрозно-минеральная среда с $(NH_4)_2HPO_4$			Декстрозно-минеральная среда с аспарагином			МПБ		
	зона (в мм)	pH	сухой вес мицелия (в мг)	зона (в мм)	pH	сухой вес мицелия (в мг)	зона в (мм)	pH	сухой вес мицелия (в мг)	зона (в мм)	pH	сухой вес мицелия (в мг)
6	0	5.34	85	0	4.58	—	0	6.37	—	0	5.93	—
11	10	5.82	205	12	4.6	220	16	6.2	450	0	5.8	540
17	15	6.4	190	6	3.9	165	15	5.05	415	0	5.17	630
24	15	6.2	235	0	4.48	145	14	5.3	465	0	5.55	670
31	11	6.2	240	0	4.4	140	13	5.79	470	0	5.5	685
40	—	—	—	—	—	—	8	7.09	470	—	—	—

День	Сусло без агара			Сусло с агаром	День	Картофельная среда		
	зона (в мм)	pH	сухой вес мицелия (в мг)	зона (в мм)		зона (в мм)	pH	сухой вес мицелия (в мг)
5	0	5.25	305	7	8	4	6.25	295
8	0	4.5	505	6	21	13	5.88	450
10	0—4	5.09	565	5	32	17	7.12	620
14	0	5.07	580	12	42	18	9.0	575
17	0	5.29	900	10				
21	0	5.4	905	10				
28	—	—	—	9				

менее значительным, хотя и происходил в течение длительного развития гриба. На двух последних средах спороношение было развито хорошо, однако менее обильно, чем на картофельной среде. Наконец, на средах с аммонием, на МПБ и на сусле, где развивался только стерильный мицелий без спороношения, гриб не продуцировал антибиотика или выход последнего был незначительным и непродолжительным (аммонийная среда).

Благоприятное действие картофельной среды на образование антибиотического вещества грибом *V. lateritium* обусловлено ее составом. В водной вытяжке из картофеля содержится много аспарагина. По данным Прокошева (1947), около половины небелкового азота картофеля составляет азот аспарагина. Аспарагин, легко отщепляя свой амидный азот в виде NH_3 и будучи, в то же время, физиологически нейтральным (имея тем самым большое преимущество перед аммонийными солями), является самым питательным из соединений азота. Обильное спороношение, свойственное грибу на картофельной среде, объясняется высоким содержанием в указанной среде калия, а также фосфора. По данным Реннерфельда (Rennerfeld, 1934), споры грибов (*A. niger*) содержат в 5 раз больше калия, чем мицелий. Фосфор же оказывает очень благоприятное влияние на усвоение ионов калия.

В результате проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. *V. lateritium* образует стерильные культуры или обильно спороносит в зависимости от питательной среды.

2. Образование антибиотика грибом *V. lateritium* стоит в прямой связи с культуральными признаками гриба. А именно: у культур, представленных только стерильным мицелием, выход антибиотика не наблюдается; у культур с развитым конидиальным спороношением всегда наблюдается достаточный выход антибиотика.

3. Картофельно-декстрозная среда, представляющая исключительно благоприятное сочетание источников азотистого и минерального питания, является наилучшей средой, как для развития спороношения, так и для образования грибом активного вещества.

ЛИТЕРАТУРА

Прокошев С. М. Биохимия картофеля. Изд. АН СССР, 1947.
Rennerfeld E. Untersuchungen über die Salzaufnahme bei A. niger. Planta, 22, 1934, стр. 221—225.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

О. П. НИЗКОВСКАЯ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ АНТАГОНИСТИЧЕСКИХ СВОЙСТВ СРЕДИ ГРИБОВ ИЗ РОДА ASPERGILLUS MICH.

В результате исследования антагонистических свойств аспергиллов приходим к выводу, что способность к выделению активных антимикробных веществ широко распространена в пределах рода. Активные штаммы и виды обнаружены нами среди всех 14 систематических внутриродовых групп аспергиллов, но степень и характер образования антибиотических веществ сильно варьируют в пределах разных штаммов одного и того же вида.

В настоящий момент известно 16 антибиотиков, полученных из различных культур аспергиллов: клавацин (*A. clavatus*), спинулозин, фумигатин, глиотоксин, фумигацин (*A. fumigatus*), антибиотики типа пенициллина (*A. nidulans*, *A. flavipes*), устин (*A. ustus*), цитринин, геодин (*A. terreus*), кандидулин (*A. candidus*), аспергиллин (*A. niger*), коевая кислота (*A. Wentii*, *A. oryzae*, *A. tamarii*), флавицин, аспергилловая кислота (*A. flavus*), пенициллловая кислота, меллеин (*A. ochraceus*). Перечисленные в скобках 13 видов аспергиллов относятся к 12 (из 14) внутриродовым группам аспергиллов, носящих те же названия. Из группы *A. glaucus* и группы *A. versicolor*, по имеющимся литературным данным, антибиотические вещества не изолированы. Собственные исследования показали, что большинство испытанных культур из группы *A. glaucus* и группы *A. versicolor* оказались неактивными. Лишь некоторые, как, например, штаммы *A. restrictus* и *A. penicilloides* (группа *A. glaucus*), проявили антибиотические свойства. Активные вещества этих двух видов представляют несомненный интерес благодаря сильному действию их на грамположительные и грамотрицательные бактерии.

Терапевтическое значение антибиотиков, выделенных из культур аспергиллов, до сих пор изучено недостаточно. Если ряд антибиотиков, повидимому, исключается из числа могущих иметь какое-либо значение в борьбе с заболеваниями человека или животных вследствие своей токсичности или инактивации в организме, то другие представляют безусловный интерес в этом отношении. К таким могут быть причислены антибиотики типа пенициллина, изолированные из культуральных фильтратов *A. nidulans* и *A. flavipes*, обладающие значительным терапевтическим действием и слабой токсичностью in vivo. Фумигатин и фумигацин (*A. fumigatus*) заслуживают внимания, первый — действием на туберкулезную палочку, второй — сильным действием на грамположительные бактерии. Наконец, аспергиллин — антибиотик, полученный проф. Н. А. Красильниковым и А. И. Кореняко (1945) из культурального фильтрата *A. niger*, —

представляет стойкий препарат с сильным бактериостатическим действием и с большим эффектом применяется при лечении гнойных ран (его действие превышает в подобных случаях действие грамицидина С), стрептококковой ангины, дифтерии и т. п.

Кроме того, некоторые антибиотики, вероятно, смогут найти применение в борьбе с фитопатогенными бактериями и грибами. По данным ряда авторов, фумигацин задерживает рост некоторых фитопатогенных бактерий. Глиотоксин, клавацин, аспергилловая и пеницилловая кислоты сильно действуют на фитопатогенные бактерии и грибы. Глиотоксин и аспергилловая кислота могут считаться специфическими антигрибными веществами. Продукты роста *A. niger* инактивируют многие вирусы, в том числе вирус мозаики табака. При совместном произрастании культур аспергиллов (*A. clavatus*, *A. flavipes*, *A. flavus*, *A. ochraceus*) с рядом бактерий, вызывающих мокрую гниль или пятнистость у овощей, бобовых и злаковых культур (*Bacterium caratovorum*, *B. translucens*, *B. solanacearum*, *B. xanthochlorum*), нами наблюдалось сильное угнетение последних.

При определении антагонистических свойств среди грибов из рода *Aspergillus* нами были использованы твердые питательные среды. Последние имеют безусловное преимущество перед жидкими, так как позволяют выделить значительно бо́льший процент антагонистов. Еще большее значение в работе по выявлению грибов-антагонистов имеет состав среды. На таких излюблённых питательных средах, как минеральная среда Чапека или мясопептонный бульон (МПБ), далеко не у всех антагонистов удается обнаружить антибиотическую активность. Не удивительно, что Квасников и Толстова (1949), используя для выделения активных аспергиллов среду Чапек-Докса и МПБ, изолировали из 82 штаммов всего 9% антагонистов (и те относились только к виду *A. niger*), а Фуртадо (Furtado, 1944) — 32.5%.

В работе по выделению активных штаммов из рода *Aspergillus* было использовано ячменное сусло, предварительно разведенное водопроводной водой до 9—10° по Баллингу, с добавлением 2% агара. Эта среда позволила обнаружить максимальное число антагонистов. Прекрасные результаты были получены также на картофельной вытяжке с декстрозой. Из 114 штаммов, относящихся к 31 виду, было изолировано 57 (50%) штаммов, обладающих антагонистическим действием против грамположительных бактерий. В табл. 1 приводится распределение активных штаммов по группам.

Некоторые видовые группы, как *A. ustus*, *A. candidus* и *A. tamarii*, представлены только одним штаммом, притом не обладающим антагонистическими свойствами. Однако не следует думать, что эти группы вовсе не содержат активных штаммов.

Выше уже сообщалось, какие антибиотики получены из видов, входящих в эти группы.

Из 57 аспергиллов, активных против *Staphylococcus aureus*, 20 задерживают рост грамотрицательной палочки *Bacterium coli*, что составляет 17.5% от количества изолированных штаммов и 35% от числа активных штаммов. Легко заметить, что подавляющее число штаммов, активно действующих против *B. coli*, встречается в пределах последних семи групп.

Связано ли это с положением групп внутри рода или представляет лишь случайное явление, пока нельзя сказать ввиду недостаточного количества материала. Между прочим, в списке активных аспергиллов, приведенных в статье Джил-Карей (Gill-Carey, 1949), нами замечена

та же закономерность. Устойчивым и общим признаком для групп *A. clavatus—A. versicolor* является окраска спороносной зоны, в кото-

Таблица 1

Распределение аспергиллов-антагонистов по внутриродовым группам

Группа	Число штаммов	Число антагонистов	Вид	% антагонистов от числа штаммов в группе
Aspergillus clavatus	1	1(0)	*A. clavatus* Desm.	—
A. glaucus	18	2(2)	*A. restrictus* Smith *A. penicilloides* Speg.	11.0
A. fumigatus	27	19(0)	*A. fumigatus* Fres.	70.0
A. nidulans	5	3(0)	*A. nidulans* Eidam	—
A. ustus	1	0	*A. ustus* Bain.	—
A. flavipes	2	2(0)	*A. flavipes* Bain. et Sart.	—
A. versicolor	21	6(0)	*A. versicolor* Tierab.	28.5
A. terreus	5	5(4)	*A. terreus* Thom *A. carneus* Blochw. *A. calyptratus* Oud.	80.0
A. candidus	1	0	*A. candidus* Link	—
A. niger	8	7(3)	*A. niger* v. Tiegh. *A. luchuensis* Inui *A. japonicus* Saito *A. Schiemani* Thom	87.5
A. Wentii	3	2(1)	*A. Wentii* Wehm.	—
A. tamarii	1	0	*A. terricola* var. *americana* Marschal	—
A. flavus-oryzae	17	6(6)	*A. flavus* Link *A. oryzae* Cohn	35.0
A. ochraceus	4	4(4)	*A. ochraceus* Wilh. *A. elegans* Gasp. *A. melleus* Yucawa	100.0

Примечание. Цифра в скобках обозначает число активных штаммов против грамотрицательных бактерий.

рой преобладает зеленый цвет. В группах *A. terreus—A. ochraceus* встречается самая разнообразная окраска спороносной зоны — от белой и кремовой до темнокоричневой и черной. Зеленый цвет (точнее желто-зеленый) характерен только для штаммов *A. flavus* из группы *A. flavus-oryzae*. Более детальные исследования, возможно, помогут установить определенную закономерную связь между культуральными признаками аспергиллов и их антагонистическими свойствами. В некоторых случаях подобная связь была ясно замечена. Так, из числа штаммов *A. fumigatus* только темнозеленые штаммы с крупными конидиальными головками задерживали рост бактерий. Светлосерые штаммы с мелкими головками были лишены активных свойств. Кроме того, первые проявили сильную

Таб

Бактериостатический

Бактерии	Окраска по Граму	*A. clavatus* шт. 1	*A. restrictus* шт. 22	*A. fimigatus* шт. 1125
Staphylococcus aureus	+	+++	++	++++
Bacillus mycoides	+	+	++	++
B. subtilis	+	++	++	+
B. mesentericus	+	+++	+++	++
B. prodigiosus	—	0	—	0
Pseudomonas pyocyanea	—	0	+++	0
Ps. fluorescens	—	0	+++	0
Bacterium pneumoniae	—	0	+++	0
B. coli	—	0	+++	0

Примечание. 0 отсутствие зоны; + зона до 5 мм; ++ зона 6—10 мм; +++ зона 11—15 мм;

способность к гидролизу мочевины, а вторые оказались неспособными разлагать ее. Морфологические отличия, подтвержденные различиями в биохимической деятельности, позволили нам выделить культуру с мелкими конидиальными головками, как *A. fumigatus* var. *Vassiljevskii* Niskov.[1]

Из данных, приведенных в табл. 2, можно видеть, что характерной чертой антагонистического действия аспергиллов является более сильное действие их на грамположительные бактерии, чем на грамотрицательные. Единственное разительное исключение представляют виды *A. restrictus* и *A. penicilloides* из группы *A. glaucus*.

Другая отличительная черта бактериального спектра большей части аспергиллов заключается в сильной чувствительности к их действию *B. subtilis* и *B. mesentericus*. Значительно более устойчивой оказалась споровая палочка *B. mycoides*. Исключение составляет *A. fumigatus*, который сильнее задерживает рост *B. mycoides*, чем *B. subtilis*.

Из вышеизложенного следует насколько широко распространена у аспергиллов способность к образованию антибиотических веществ. Аспергиллы, имеющие в этом отношении не меньше прав гражданства, чем пенициллы, заслуживают самого пристального внимания со стороны тех, кто имеет дело с организмами, образующими антибиотики.

В дальнейшем работа с изолированными активными штаммами аспергиллов велась по подбору питательных сред, способствующих максимальному образованию антибиотических веществ. Здесь главное внимание было обращено на основные элементы питания несовершенных грибов — углеводы и азотистые вещества. В настоящей статье мы лишь кратко остановимся на этом вопросе, предполагая в дальнейшем дать

---

[1] Данная разновидность названа в память крупного советского миколога Н. И. Васильевского, скончавшегося в 1950 г.

ца 2

спектр аспергиллов

A. nidulans шт. 3	*A. flavipes* шт. 14	*A. calyptratus* шт. 28	*A. niger* шт. 237	*A. Wentii* шт. 10	*A. flavus* шт. 1	*A. ochraceus* шт. 6
++++	++++	++++	++	++	+++	++
++	+	+++	+++	+	+	++
++++	+++	+++	+++	+	+++	+++
++++	+++	++++	+++	+	+++	+++
0	0	++	+	—	—	+
0	0	+++	++	++	++	+
0	0	—	++	+	—	—
0	0	0	+	+	++	+
0	0	++	++	++	++	++

++++ зона свыше 15 мм; — отсутствие данных.

специальное сообщение. Прежде всего проведенные опыты позволили выяснить, что наибольший выход активного вещества происходит при условиях оптимального развития культур. Используя в качестве углеродного питания различные сахара, удалось установить, что декстроза, сахароза и мальтоза оказались наиболее благоприятными как для развития культур, так и для образования ими антибиотических веществ.

Прослеживая процесс образования антибиотиков на фоне различного азотистого питания, можно считать установленным, что для большинства активных штаммов наиболее перспективными, обеспечивающими образование антибиотиков являются растительные среды с естественными формами азотистого питания, такие как разбавленное пивное сусло и картофельный экстракт.

Таким образом, зная качественные особенности штаммов и условия их культивирования, можно направлять образование антибиотиков в сторону их максимального накопления, что является основной целью в работе с антагонистическими организмами.

На основании изложенного материала можно сделать следующее заключение.

1. Антагонистические свойства весьма широко распространены среди грибов из рода *Aspergillus*.

2. Характерной чертой большинства аспергиллов является антимикробное действие их не только на грамположительные, но и на грамотрицательные формы бактерий, хотя на последние они действуют слабее, чем на первые.

3. Подавляющее число штаммов, активно действующих против *B. coli*, встречается в пределах последних семи групп (*A. terreus*—*A. ochraceus*), что, повидимому, находится в связи с культуральными особенностями данных групп.

ЛИТЕРАТУРА

Квасников Е. И. и Т. М. Толстова. К характеристике антибиотических свойств плесневых грибов Ташкентского оазиса. Тр. Узб. инст. экспер. микробиолог., т. 3, 1949, стр. 86—92.

Красильников Н. А. и А. И. Кореняко. Антибактериальные свойства грибка A. niger. Микробиология, т. 14, 1945, стр. 347—352.

Furtado A. Investigation of the antibacterial activity 180 strains of Aspergillus Micheli 1729. Mem. Inst. Osw. Cruz, t. 41, 1944, стр. 205—222.

Gill-Carey D. Antibiotics from Aspergilli. B. J. Exp. Path., t. 30, 1949, стр. 114—118.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

М. А. ЛИТВИНОВ и Л. Б. БОРИСОВ

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМУ ИЗУЧЕНИЮ АНТИБАКТЕРИАЛЬНЫХ СВОЙСТВ У ВЫСШИХ БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ

АНТИБАКТЕРИАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ПЛЕНЧАТОГО ДОМОВОГО ГРИБА CONIOPHORA CEREBELLA SCHR.

Гриб *Coniophora cerebella* Schr. был выделен М. А. Литвиновым в чистую культуру из куска древесины хвойной породы, предоставленной проф. А. С. Бондарцевым. Разрушенная древесина имела многочисленные трещины в поперечном и продольном направлениях, которые были заполнены тонкими, ветвистыми шнурами гриба. Большая часть наружной поверхности древесины была также покрыта слабо развитой желто-коричневой пленкой-грибницей, переходящей в отдельных местах в плотные тяжи или шнуры. Сформировавшегося плодового тела на древесине не было. Культура гриба *C. cerebella* Schr. быстро развивается на питательной среде сусло-агар (pH 5.2—5.4; Баллинг 7°), образуя при этом пушистый, слегка рыхлый, желтоватый, позже принимающий оранжевый цвет мицелий. Гриб не производит окрашивания субстрата, на котором он произрастает. Гифы его погруженного мицелия тонкостенные с хорошо заметными перетяжками у перегородок, разветвленные, с редкими пряжками, в поперечнике имеющие от 2 до 7.5 μ. Встречаются также гифы с неправильным контуром, поперечный размер которых в отдельных местах увеличен или сужен.

Более широкие гифы неразветвленные, без плазмы, имеют сосудовидный характер. Узкие гифы разветвленные и по длине короче. Гифы у воздушного мицелия гриба *C. cerebella*, так же как и у погруженного, двоякие: одни из них весьма широкие, достигающие до 13 μ в поперечнике, другие узкие, поперечный размер которых колеблется от 1.6 μ до 4.6 μ. На гифах встречаются мутовчато расположенные пряжки. В большинстве эти гифы широкие, имеют типично сосудовидный характер. Часть гиф воздушного мицелия соединена в пучки. В культуре нередко встречаются оидии от 6.0—18.0×3.0—4.5 μ, по форме округленные или эллиптические, а иногда палочковидные.

При испытании антибактериальных свойств у ряда домовых грибов М. А. Литвинов в 1947 г. обнаружил у гриба *C. cerebella* явное наличие антимикробной активности против *Staphylococcus aureus* Bergey и *Bacterium coli* Lehm. et Neum. Несколько ранее Вилькинс (Wilkins, 1947) также отметил у *C. cerebella* противостафилококковое действие, однако

степень этого действия он считал весьма слабой. Дальнейшее, более углубленное изучение антибактериальных свойств гриба осуществлялось на кафедре микробиологии Ленинградского фармацевтического института Л. Б. Борисовым. Антибактериальные свойства гриба изучались в отношении двадцати различных видов и штаммов микроорганизмов. Тест-микроорганизмы были представлены в наших опытах грамположительными, грамотрицательными и некоторыми спороносными микробами.

Из грамположительных микроорганизмов в качестве тест-объектов были использованы следующие виды: 1) группа гноеродных кокков[1] (*St. aureus* штамм № 209, *Streptococcus viridans* Schott. штамм 127, *Strept. haemolyticus* Rol. штамм № 197/374,[2] *Strept. haemol.* штамм № 64;[3] 2) возбудители дифтерии (*Bact. diphtheriae* Migula тип gravis штамм № 28 и *Bact. diphtheriae* тип mitis штамм № 14);[4] 3) группа спороносных бактерий (*Bacillus subtilis* Cohn, *B. mycoides* Flügge и *B. mesentericus* Chest.).

Из грамотрицательных бактерий в качестве тест-объектов были использованы: 1) представители кишечной группы (*Bact. coli* Lehm. et Neum., *Bact. paratyphi* «A» Br. et Kaus. штамм № 615, *Bact. paratyphi* «B» штамм № 563, *Bact. typhi* (Eberth) Lehm. et Neum. штамм № 592, *Bact. dysenteriae* Flexner штамм № 1901-c, *Bact. dysenteriae* Shiga-Kruse штамм № 228);[5] 2) группа капсульных бактерий [*Bact. pneumoniae* (Friedl.) Chester]; 3) представители сопутствующей микофлоры раневых поверхностей (*Bact. proteus vulgaris* Haus., *Bact. fluorescens* Lehm. et Neum., *Bact. pyocyaneum* Lehm. et Neum., *Bact. prodigiosum* Lehm. et Neum.).

При испытании антибактериального действия гриба на микроорганизмы последние обычно брались в виде односуточных культур, выращенных на различных элективных для них питательных средах. Спороносные бактериальные культуры подвергались воздействию гриба, будучи недельного и более старшего возраста, со сплошной массой спор. Из всех вышеуказанных видов микроорганизмов приготовлялись микробные суспензии в физиологическом растворе, содержащие 500 млн микробных тел в 1 мл, 0.1 мл этой суспензии наносилась на агаровую питательную пластинку в чашке Петри, где был предварительно выращен гриб. Эмульсия распределялась шпателем Дригальского по поверхности агара вплотную к краю колонии гриба, после чего чашки помещались в термостат при t 37° С. Через 18—20 часов отмечались результаты по размерам зон задержки роста тест-микробов, от края колонии гриба до начала микробного налета. Из поверхности агаровой пластинки, в местах прекращения роста тест-микроорганизмов, производились высевы на плотные и жидкие питательные среды для определения наличия бактерицидного действия гриба.

Антибактериальный спектр гриба в отношении вышеуказанных тест-микробов представлен в следующих пяти таблицах.

---

[1] Культуры были получены из бактериологической лаборатории Научно-исследовательского института Скорой помощи в Ленинграде.

[2] Указанный штамм был выделен из ожоговой поверхности больного, госпитализированного в Научно-исследовательском институте Скорой помощи.

[3] Указанный штамм был выделен из зева скарлатинозного больного.

[4] Указанные штаммы получены из музея Бактериологического института им. Пастера в Ленинграде.

[5] Бактериальные культуры кишечной группы получены из музея Бактериологического института им. Пастера в Ленинграде.

Как видно из табл. 1, гриб *C. cerebella* обладает почти одинаковым бактериостатическим и бактерицидным действием на группу гноеродных кокков. Равное действие гриб оказывает и в отношении обоих типов дифтерийной палочки и группы спороносных бактерий (табл. 2 и 3). Заметное бактериостатическое и бактерицидное действие гриб также оказывает на кишечную группу. Это действие более выражено на *Bact. coli* и менее в отношении возбудителей тифозно-паратифозно-дизентерийных инфекций (табл. 4).

Таблица 1

Антимикробное действие гриба *C. cerebella* на группу гноеродных кокков

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Staphylococcus aureus*	10—12	+
2	*Streptococcus haemolyticus* штамм № 64	10	+
3	*Strept. haemolyticus* штамм № 197/374	11	+
4	*Strept. viridans*	12	+

Таблица 2

Антибактериальное действие гриба *C. cerebella* на дифтерийную палочку

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium diphtheriae* тип gravis . .	10—12	+
2	*Bact. diphtheriae* тип mitis	10—12	+

Таблица 3

Антибактериальное действие гриба *C. cerebella* на спороносные бактерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacillus subtilis*	12—15	+
2	*B. mesentericus*	12	+
3	*B. mycoides*	10—12	+

Примечание. Знаком + отмечено наличие бактерицидного действия; знаком — отмечено отсутствие бактерицидного действия.

Таблица 4

Антибактериальное действие гриба *C. cerebella* на микробы кишечной группы

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium coli*	8—9	+
2	*Bact. typhi*	4—5	+
3	*Bact. paratyphi* «A»	5	+
4	*Bact. paratyphi* «B»	5	+
5	*Bact. dysenteriae* Flexner	5	+
6	*Bact. dysenteriae* Shiga-Kruse	5—6	+

Грамотрицательные патогенные бактерии оказались весьма сильно подверженными бактериостатическому и бактерицидному действию гриба.

Таким образом, на основании вышеизложенного видно, что гриб *C. cerebella* обладает выраженным антимикробным действием как в отношении грамположительных, так и грамотрицательных микроорганизмов.

Таблица 5

Антибактериальное действие гриба *C. cerebella* на патогенные грамотрицательные бактерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium pneumoniae*	10	+
2	*Bact. proteus vulgaris*	10—12	+
3	*Bact. pyocyaneum*	13	+
4	*Bact. prodigiosum*	10—12	+
5	*Bact. fluorescens*	15	+

АНТИБАКТЕРИАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА У ДОМОВОГО ГРИБА PORIA CRASSA KARST.

В январе 1947 г. заведующий Фитопатологическим сектором Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР профессор А. С. Бондарцев предоставил нам два куска обработанной древесины хвойных, пораженных домовым грибом *Poria crassa* Karst.

На обоих кусках древесины имелась хорошо развитая белая ватообразная грибница. Из этой грибницы М. А. Литвинов выделил чистую культуру гриба *P. crassa*, которая хорошо привилась и разрослась на сусле (pH 5.5; Баллинг 7°). Образующийся на поверхности питательной

среды мицелий вначале белесоватый, скудный, паутинистый. Позже на нем появляются утолщенные шнуры и небольшие бугорки, при этом мицелий приобретает пушисто-войлочный вид и постепенно окрашивается в слабо желтый цвет. Гифы погруженного мицелия при микроскопировании очень разнообразны. Одни из них широкие — поперечный размер доходит до 7—7.5 μ, слабо разветвленные, длинные, снабжены пряжками и имеют сусудовидный характер вследствие отхождения протоплазмы от их стенок. Другие гифы, наоборот, узкие — поперечный размер не превышает 2—2.5 μ, слабо разветвленные и с резко неправильными очертаниями. Эти гифы составляют бо́льшую часть всего погруженного мицелия культуры гриба *P. crassa*.

Гифы воздушного мицелия также встречаются в двух видах: одни из них широкие, слабо разветвленные, образующие толстостенные веретеновидные или эллипсоидальные хламидоспоры размером 10—15×8—11 μ; другие узкие, волокновидные, толстостенные, в поперечном разрезе не превышают 4.5 μ, часто имеют волнообразное очертание, местами расширены или резко вздуты. В обоих группах гиф воздушного мицелия при микроскопировании наблюдаются просвечивающие участки, не наполненные плазмой.

Об антибактериальных свойствах гриба *P. crassa* до окончания настоящей работы не было ничего известно. В отношении других видов этого рода в работах Вилькинса и Гарриса (Wilkins and Harris, 1944, 1946), Вилькинса (Wilkins, 1946) сообщалось, что грибы *P. hymenocystis* (A. a. S.) Fr., *P. sanguinolenta* (A. a. S.) Fr., *P. gilvescens* Bres., *P. vaporaria* Vitt., *P. obducens* и *P. punctata* не обладают антибактериальными свойствами. Из всего рода были отмечены лишь *P. xantha* Lind. и *P. ferruginea fusca* Karst. как виды, проявившие антимикробное действие против *St. aureus* Bergey, но не оказавшие влияния на *Bact. coli* Lehm. et Neum. В конце 1946 г. М. А. Литвинову при проведении испытания ряда базидиальных грибов по предложенному им методу (1947) удалось выявить наличие у *P. crassa* антибактериального действия на *St. aureus* и *Bact. coli*.

Дальнейшее изучение антибактериальных свойств гриба было проведено Л. Б. Борисовым с применением всей методики, указанной для *C. cerebella* (стр. 60 нашей статьи).

Антибактериальный спектр гриба *P. crassa* с указанием наличия бактериостатического и бактерицидного действия представлен в следующих пяти таблицах (6—10).

Как видно из данных опыта, приведенных в таблице 6, гриб *P. crassa* обладает бактериостатическим и бактерицидным действием на гноеродные кокки. Наиболее сильное антибактериальное действие гриб оказывает на *Strept. viridans* и *Strept. haemolyticus* (выделенный с ожоговой поверхности) и слабое — на *St. aureus* (табл. 6). Гриб также оказывает бактериостатическое и бактерицидное действие на обоих возбудителей дифтерии, хотя и более слабо выраженное по сравнению с действием на группу гноеродных кокков (табл. 7).

Сильное бактериостатическое и бактерицидное действие гриб оказывает и на спороносные бактерии, особенно на *B. mycoides* (табл. 8). Грамотрицательные патогенные бактерии в наших опытах оказались весьма сильно подверженными бактериостатическому и бактерицидному действию гриба *P. crassa* (табл. 9 и 10).

Из вышеприведенного материала видно, что домовый гриб *P. crassa* Karst. обладает достаточно сильным антимикробным действием

как в отношении грамположительной, так и грамотрицательной микофлоры.

Гриб *P. crassa* представляет интерес для дальнейшего биохимического его изучения с целью выяснения природы продуцируемого им антибиотика.

После окончания данной работы была получена новая статья Вилькинса (Wilkins, 1947), где также указано на наличие антибактериальных свойств у гриба *P. crassa* Karst.

Таблица 6

Антибактериальное действие гриба *P. crassa* на группу гноеродных кокков

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Staphylococcus aureus*	22	+
2	*Streptococcus haemolyticus* штамм № 64	26	+
3	*Strept. haemolyticus* штамм № 197/374	28	+
4	*Strept. viridans*	28	+

Таблица 7

Антибактериальное действие гриба *P. crassa* на дифтерийную палочку

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium diphtheriae* тип gravis . .	15—17	+
2	*Bact. diphtheriae* тип mitis	13—17	+

Таблица 8

Антибактериальное действие гриба *P. crassa* на спороносные бактерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacillus mycoides*	30	+
2	*B. subtilis*	25	+
3	*B. mesentericus*	25	+

Таблица 9

Антибактериальное действие гриба *P. crassa* на микробы кишечной группы

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium coli*	25	+
2	*Bact. typhi*	22	+
3	*Bact. paratyphi* «A»	22	+
4	*Bact. paratyphi* «B»	23	+
5	*Bact. dysenteriae* Flexner	20	+
6	*Bact. dysenteriae* Shiga—Kruse	24	+

Таблица 10

Антибактериальное действие гриба *P. crassa* на патогенные грамотрицательные бактерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium pneumoniae*	16—17	+
2	*Bact. proteus vulgaris*	20	+
3	*Bact. pyocyaneum*	20—22	+
4	*Bact. prodigiosum*	20	+
5	*Bact. fluorescens*	20	+

СЕРНО-ЖЕЛТЫЙ ТРУТОВИК POLYPORUS SULPHUREUS (BULL.) FR. И ЕГО АНТИМИКРОБНЫЕ СВОЙСТВА

Исследованный нами гриб был взят с нижней части ствола дуба, растущего на ул. проф. Попова в г. Ленинграде. Определение гриба было сделано старшим научным сотрудником Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Т. Л. Николаевой. Плодовое тело гриба было в виде крупной, мясистой и округлой шляпки. Верхняя ее поверхность имела яркооранжевую окраску, внутренняя мясистая часть была светложелтой. Гименофор состоял из коротких трубочек с небольшими отверстиями (порами). Из ткани плодового тела трутовика *P. sulphureus* М. А. Литвинов выделил чистую культуру, которая хорошо привилась на среде сусло-агар (pH 5.4—5.5; Баллинг 7°). Культура на этой среде довольно быстро развивалась, образуя вначале беловатый нежный, рыхлый, а позже пушисто-порошистый с желто-розоватым оттенком мицелий. В более старых культурах желто-розовая окраска воздушного мицелия становилась все более интенсивной. При микроскопировании гриба *P. sulphureus* обнаружено, что гифы погруженного мицелия тонкостенные, септированные. Одни из них имели весьма

широкий поперечный размер (от 12 до 32 μ), были без плазмы, сосудовидные и слабо разветвленные; другие гифы, наоборот, узкие с поперечным размером от 3 до 10 μ, плотно наполненные плазмой, сильно разветвленные. Хламидоспоры, встречаемые среди гиф погруженного мицелия, крупные. Они или одноклетные или двухклетные, размером 12—25× ×6.15 μ, веретеновидные. Гифы воздушного мицелия более однородные, узкие, разветвленные. Большинство из них в поперечном размере не превышало 5—6 μ. Гифы, как правило, наполнены плазмой с редкими пряжками. Встречаемые здесь хламидоспоры имеют другой вид по сравнению с теми, которые наблюдались у погруженного мицелия. Они значительно меньше по размеру (6—10×4—6 μ), грушевидные или эллипсоидные, конечные или внутримицелиальные.

Об антибактериальных свойствах гриба *P. sulphureus* известно из работ Вилькинса и Гарриса (Wilkins and Harris, 1944), которые указывают, что при первом испытании гриб не показал антибактериальных свойств ни против *Bact. coli* Lehm. et Neum., ни против *St. aureus* Bergey. При повторном испытании гриб проявил антимикробное действие лишь против *St. aureus*. Наоборот, Б. П. Васильков, Е. Г. Мулярчик и А. Ф. Солькина сообщили, что гриб *P. sulphureus* не оказал воздействия на *St. aureus*, а проявил антибактериальное действие только в отношении группы микробов кишечных инфекций. Вилькинс и Гаррис, а также Васильков и другие исследовали антибиотическую активность лишь у выжимок плодового тела гриба *P. sulphureus*. Они не выявляли наличия антибактериальных свойств у живых, развивающихся на искусственных средах грибных культур. Как известно, наши исследования касались выявления антимикробных свойств у продуктов, образованных живыми культурами в процессе их развития. М. А. Литвинову при проведении испытания ряда базидиальных грибов по предложенному им методу (1947) удалось выявить у гриба *P. sulphureus* (Bull.) Fr. значительную антибиотическую активность как против *St. aureus*, так и против *B. coli*.

Более подробно антибактериальные свойства гриба *P. sulphureus* были изучены Л. Б. Борисовым на тех же 20 видах и штаммах микроорганизмов, с применением той же методики, которые указаны для *C. cerebella* (стр. 60 нашей статьи).

Антибактериальный спектр гриба в отношении вышеуказанных тест-микробов представлен в следующих пяти таблицах (11—15).

Как видно из таблиц, гриб *P. sulphureus* обладает довольно широким антибактериальным спектром, включающим как грамположительные, так и грамотрицательные формы микроорганизмов.

Таблица 11

Антимикробное действие гриба *P. sulphureus* на группу гноеродных кокков

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Staphylococcus aureus*	10	+
2	*Streptococcus haemolyticus* штамм № 64	10—13	+
3	*Strept. haemolyticus* штамм № 197/374	11—13	+
4	*Strept. viridans*	9—12	+

Характерным свойством этого гриба является то, что он обладает почти одинаковым бактериостатическим и бактерицидным действием как в отношении грамположительных, так и грамотрицательных видов тест-микробов (табл. 11—15).

Более сильное бактериостатическое и бактерицидное действие, как нами было установлено в неоднократных опытах, гриб оказывает на группу спороносных бактерий.

Таблица 12

Антибактериальное действие гриба *P. sulphureus* на возбудителя дифтерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium diphtheriae* тип gravis . .	9—10	+
2	*Bact. diphtheriae* тип mitis	10—12	+

Таблица 13

Антибактериальное действие гриба *P. sulphureus* на спороносные бактерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacillus mycoides*	20—25	+
2	*B. subtilis*	25—30	+
3	*B. mesentericus*	25	+

Таблица 14

Антибактериальное действие гриба *P. sulphureus* на микроорганизмы кишечной группы

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Наличие бактерицидного действия
1	*Bacterium coli*	10—12	+
2	*Bact. typhi*	10	+
3	*Bact. paratyphi* «A»	10	+
4	*Bact. paratyphi* «B»	10	+
5	*Bact. dysenteriae* Flexner	10	+
6	*Bact. dysenteriae* Shiga	10	+

Таблица 15

Антимикробное действие гриба *P. sulphureus* на патогенные грамотрицательные бактерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Наличие бактерицидного действия
1	*Bacterium pneumoniae*	10—13	+
2	*Bact. proteus vulgaris*	10—12	+
3	*Bact. pyocyaneum*	9	+
4	*Bact. prodigiosum*	9—11	+
5	*Bact. fluorescens*	10—11	+

БАКТЕРИОСТАТИЧЕСКАЯ И БАКТЕРИЦИДНАЯ АКТИВНОСТЬ ТРУТОВИКА TRAMETES CINNABARINA (JACQ.) FR.

В 1947 г. старший научный сотрудник Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР Т. Л. Николаева предоставила нам свежее плодовое тело гриба *T. cinnabarina*, снятого с пня лиственного дерева. Плодовое тело имело вид полуокруглой довольно тонкой шляпки. Верхняя поверхность ее оранжево-красного цвета, голая, с небольшим количеством концентрических борозд. Внутренняя масса гриба, окрашенная в красно-киноварный цвет, имела губчатую консистенцию. Гименофор трубчатый; поры размером до 0.5 мм, угловатые и ограничены толстыми стенками.

Из ткани плодового тела гриба *T. cinnabarina* М. А. Литвинов выделил чистую культуру гриба, которая хорошо произросла на питательной среде сусло-агар (pH 5.4—5.6; Баллинг 7°). На поверхности агара развился шерстисто-войлочный желто-кремовый мицелий. Культуры с нижней стороны агара имели темнобурую окраску. В старых культурах, на сусло-агаре, в эрленмейеровских колбах, на поверхности разросшихся колоний возникали неоформленные плодовые тела, как бы состоящие из групп небольших и разнообразных по форме выростов кирпично-красной окраски. На их поверхности появлялись многочисленные поры недоразвитых трубочек с очень маленькими по размеру отверстиями. Гифы воздушного мицелия септированные, разветвленные, бесцветные или слегка окрашенные в розовато-оранжевый цвет, снабжены пряжками, имеющими довольно ясный просвет. Гифы погруженного мицелия тонкостенные, септированные, часто на концах разветвленные, также снабжены пряжками. Многие гифы имеют неправильный контур и несколько утолщены в поперечном размере. В старых культурах гриба наблюдаются изменения окраски погруженного мицелия — из бесцветного в желтоватый или даже несколько буроватый цвет.

При испытании антибиотических свойств ряда крупных базидиальных грибов М. А. Литвинову удалось, по предложенному им методу, выявить у гриба *T. cinnabarina* явное наличие антибактериальной активности против *St. aureus* Bergey штамм 209. Им же было обнаружено, что этот гриб не оказывает действия на грамотрицательную палочку *Bact. coli* Lehm. et Neum.

Л. Б. Борисовым проводилось дальнейшее изучение антибактериальных свойств гриба *T. cinnabarina* с применением тех же видов и штаммов тест-микробов, а также методики, которые были нами указаны для *C. cerebella* (стр. 60 нашей статьи).

Гриб *T. cinnabarina* обладает сравнительно узким антибактериальным спектром, в отличие от других, ранее испытанных нами базидиальных грибов. Выраженное бактериостатическое и бактерицидное действие он оказал на грамположительные кокки (табл. 16). В отношении спороносных бактерий гриб *T. cinnabarina* также проявил бактериостатическое и бактерицидное действие (табл. 17).

Таблица 16

Антибактериальное действие гриба *T. cinnabarina* на группу гноеродных кокков

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба на микробов
1	*Staphylococcus aureus*	15	+
2	*Streptococcus haemolyticus* штамм № 64	12	+
3	*Strept. haemolyticus* штамм № 197/374 .	20	+
4	*Strept. viridans*	15	+

Таблица 17

Антибактериальное действие гриба *T. cinnabarina* на спороносные бактерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба на микробов
1	*Bacillus mycoides*	10	+
2	*B. mesentericus*	10	+
3	*B. subtilis*	11	+

Представители кишечной группы микроорганизмов оказались устойчивыми к антибактериальному действию гриба, за исключением *Bact. coli*. Однако это влияние гриба на *Bact. coli* носило лишь бактериостатический характер, бактерицидного действия мы не наблюдали. На представителей других вышеуказанных патогенных грамотрицательных бактерий гриб заметного бактериостатического действия не оказал за исключением пигментных форм, которые не образовывали пигмента и частично задерживали рост. На возбудителей дифтерии гриб *T. cinnabarina* заметного антибактериального действия в наших опытах не оказал.

На основании вышеприведенного материала можно сделать вывод, что гриб *T. cinnabarina* обладает избирательной антибактериальной активностью главным образом в отношении грамположительных кокков и спороносных бактерий.

АНТИБАКТЕРИАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА ГРИБА LENZITES SEPIARIA (WULF.) FR.

Осенью 1946 г. сотрудником Отдела споровых растений Ботанического института имени В. Л. Комарова Академии Наук СССР Т. Л. Николаевой было предоставлено в наше распоряжение свежее плодовое тело гриба *Lenzites sepiaria*, собранного в Ленинградской области с пня хвойного дерева.

Плодовое тело имело вид небольшой сидячей шляпки кожистой консистенции, окрашенной в темнокоричневый, переходящий в отдельных местах в бурый цвет. Гименофор гриба имел вид анастомозирующих пластинок. Из ткани плодового тела М. А. Литвинов выделил чистую культуру гриба. Последняя хорошо культивировалась на сусло-агаре (pH 5.4—5.6; Баллинг 7°) в термостате при температуре 28° по Ц. В течение первых двух суток гриб на этой среде медленно развивался в виде скудной серовато-желтой грибницы, которая на 5—6-е сутки приобретала желтовато-бурую окраску. Позже на ней появлялись многочисленные подушковидные и войлочнообразные мицелиальные образования, которые окрашивались в коричнево-бурый цвет. В более старых культурах наблюдалось появление разнообразных по форме плодовых тел. Лежащий под колонией гриба агар с начала роста культуры приобретал темнокоричневую окраску. При микроскопировании погруженного мицелия было выявлено, что гифы его имели тонкостенное строение с многочисленными, типичными для базидиальных грибов, пряжками.

Гифы были резко искривлены и подчас дихотомически разветвлялись. На самих гифах встречались вздутия размером до 8—10 μ в диаметре. Гифы воздушного мицелия в своей массе были окрашены в светлокоричневый цвет. В отличие от гиф погруженного мицелия они очень слабо разветвлялись. Вздутия на гифах встречались очень редко. В молодых культурах воздушный мицелий обильно образовывал палочковидные или эллипсоидальные оидии.

Об антимикробных свойствах гриба *L. sepiaria* по литературным источникам было до сих пор известно, что таковой, согласно данным Вилькинса, опубликованным им в 1946 г., не показал никакого антибактериального действия ни против *St. aureus* Bergey, ни против *Bact. coli* Lehm. et Neum.

В конце 1946 г. М. А. Литвинову при проведении испытания ряда базидиальных грибов-дереворазрушителей по новому предложенному им методу (1947) удалось выявить явное наличие у *L. sepiaria* антибактериальных свойств как против *St. aureus*, так и против *Bact. coli*, причем гриб оказывал на них примерно равное бактериостатическое действие.

Как и в предыдущих случаях, более углубленное изучение антимикробных свойств гриба *L. sepiaria* провел Л. Б. Борисов на Кафедре микробиологии Ленинградского фармацевтического института, с применением тех же видов и штаммов микроорганизмов и той же методики, которые подробно указаны для *C. cerebella* (стр. 60 нашей статьи).

Антибактериальный спектр гриба *L. sepiaria* представлен в следующих пяти таблицах (18—22).

Как видно из данных, приводимых в табл. 18, гриб *L. sepiaria* обладает бактериостатическим и бактерицидным действием в отношении всех исследованных видов микробов кишечных инфекций. Наиболее сильное антибактериальное действие гриб оказал на *Bact. dysenteriae* Flexner и сравнительно слабое на *Bact. typhi (abdominalis)*.

Таблица 18

Антибактериальное действие гриба *L. sepiaria* на микробы кишечной группы

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium coli*	10	+
2	*Bact. typhi*	6	+
3	*Bact. paratyphi* «A»	10	+
4	*Bact. paratyphi* «B»	10	+
5	*Bact. dysenteriae* Flexner	10—12	+
6	*Bact. dysenteriae* Shiga—Kruse . . .	7	+

Таблица 19

Антибактериальное действие гриба *L. sepiaria* на группу гноеродных кокков

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Staphylococcus aureus*	10—12	+
2	*Streptococcus haemolyticus* штамм 64 .	3—5	+
3	*Strept. haemolyticus* штамм 197/374 .	3—5	+
4	*Strept. viridans*	3	+ —

Из представителей группы гноеродных кокков (табл. 19) гриб оказал наиболее выраженное бактериостатическое и бактерицидное действие на *St. aureus* штамм № 209, незначительное бактериостатическое действие на *Strept. viridans*. Гриб также проявил бактериостатическое и бактерицидное действие на оба типа возбудителей дифтерии (табл. 20).

Грамотрицательные патогенные микроорганизмы, за исключением пигментных форм, оказались подверженными бактериостатическому и

Таблица 20

Антибактериальное действие гриба *L. sepiaria* на дифтерийную палочку

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium diphtheriae* тип gravis . .	3—5	+
2	*Bact. diphtheriae* тип mitis	3—5	+

частично бактерицидному воздействию гриба (табл. 21). Сильное бактериостатическое и бактерицидное действие гриб оказал на всю группу исследованных нами спороносных бактерий.

На основании приведенного материала видно, что гриб *L. sepiaria* обладает весьма широким антибактериальным спектром как в отношении грамположительных, так и грамотрицательных форм микробов.

Таблица 21

Антибактериальное действие гриба *L. sepiaria* на патогенные грамотрицательные бактерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacterium pneumoniae*	5—6	+
2	*Bact. proteus vulgaris*	5	+ —
3	*Bact. pyocyaneum*	—	—
4	*Bact. prodigiosum*	—	—
5	*Bact. fluorescens*	—	—

Таблица 22

Антибактериальное действие гриба *L. sepiaria* на спороносные бактерии

№№ п. п.	Виды микроорганизмов, использованных в качестве тест-объектов	Размеры зон задержки роста тест-микробов (в мм)	Бактерицидное действие гриба
1	*Bacillus mycoides*	5—6	+
2	*B. mesentericus*	5—6	+
3	*B. subtilis*	5—6	+

После сдачи в печать данной работы были получены новые журналы с двумя статьями Вилкинса (Wilkins, 1946, 1947) и Гервея (Hervey, 1947), в которых отмечается, что гриб *L. sepiaria* обладает явным антимикробным действием против *St. aureus*. Действие гриба в отношении других микроорганизмов Вилкинс не исследовал. В более ранних же работах Вилкинс отрицал антимикробные свойства указанного гриба.

ЛИТЕРАТУРА

Литвинов М. А. Природа, № 11, 1947.
Hervey A. Bull. Torrey Bot. Club, t. 74, № 6, 1947.
Wilkins W. H. Brit. Journ. exp. pathology, t. 27, № 3, 1946.
Wilkins W. H. Brit. Journ. exp. pathology, t. 28, № 1, 1947.
Wilkins W. H. and Harris G. C. M. Ann. appl. biology, t. 31, № 4, 1944.
Wilkins W. H. and Harris G. C. M. Ann. appl. biology, t. 33, № 1, 1946.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

М. А. ЛИТВИНОВ

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ ХИТРИДИЕВЫХ ГРИБОВ ПРЕСНЫХ ВОД ЛАТВИИ

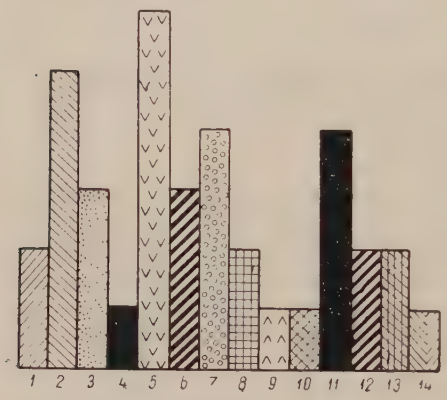
В настоящем сообщении мы касаемся описания паразитных хитридиевых грибов, обнаруженных на водорослях, произрастающих в некоторых пресных водах Латвии. В течение лета 1948 г. нами были собраны водоросли, главным образом из группы прикрепленных, в реке Лиэлупе в районе Болдури—Дубулты и в нижнем течении реки Даугавы в районе окрестностей г. Риги. Кроме того, собирались водоросли из небольших озер и канав, расположенных на территории поблизости от указанных выше крупных водоемов. Пробы водорослей брались в различных местах через каждые 7—10 дней в течение июля и августа. Водоросли исследовались на наличие у них грибных поражений через 2—3 часа после взятия их из водоемов. Они подвергались микроскопированию в живом виде. При исследовании под микроскопом живых водорослей, пораженных грибом, удавалось хорошо рассмотреть в их тканях всю морфологическую картину развития паразита-гриба. Исследование водорослей производилось при слабом нагревании их на предметном стеклышке в разбавленном чистом глицерине, хлорал-гидрате или молочной кислоте с последующей окраской глицериновым раствором Bismarkbraun или другими красками. После подобной обработки препарата всегда удавалось обнаружить в клетках пораженной водоросли интраматрикальную часть гриба-паразита. Изучение грибов иногда приходилось вести в течение нескольких дней. Собирая ежедневно свежую водоросль в большом количестве, мы могли наблюдать гриб в различных стадиях его развития. Комбинируя отдельные этапы развития паразита, мы выявляли в конце концов весь его цикл развития. Иногда наблюдения за развитием гриба проводились над водорослями, сохраняемыми во влажной камере.

Некоторая часть из собранных водорослей подробно не исследовалась на месте, и с целью их сохранения для последующего изучения они фиксировались формалиновым раствором. Излагаемые в данной статье результаты исследований хитридиевых грибов были нами получены, главным образом, при изучении живых водорослей.

Многолетние работы, проведенные Скуя (Skuja, 1926а, б, 1927, 1928, 1932) и Граудина (Graudina, 1928), показали наличие весьма разнообразного состава альгологической флоры пресных водоемов Латвии. Плотность заселения водорослями большинства водоемов значительна. Нами были обнаружены паразитные хитридиевые грибы на различных представителях зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей из родов:

Spirogyra, *Mougeotia*, *Cladophora*, *Stigeoclonium*, *Vaucheria*, *Ulothrix*, *Oedogonium*, *Closterium*, *Gomphonema*, *Melosira*, *Anabaena*.

Видовой состав водорослей этих родов (за исключением диатомовых) в водоемах, где были взяты нами пробы, по исследованиям Скуя и Граудина, представляется в следующем виде:[1] *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb., *A. oscillarioides* Bory, *A. spiroides* Klebahn., *Ulothrix moniliformis* Kuetz., *U. tenuissima* Kuetz., *U. variabilis* Kuetz., *Stigeoclonium farotum* Berthold, *S. tenue* Kuetz., *Oedogonium Itzigsohnii* De By, *Oed. oblongum* Wittr., *Oed. Pringsheimii* Cram., *Oed. rufescens* Wittr., *Oed. Brauni* Kuetz., *Oed. propinquum* Wittr., *Oed. rupestre* Hirn., *Cladophora crispata* (Roth) Kuetz. ampl. Brand., *Cl. fracta* Kuetz. ampl. Brand. var. *lacustris* (Kuetz.) Brand., *Cl. glomerata* (L.) Kuetz. var. *rivularis* Brand., *Closterium acerosum* (Schrank) Ehrnb., var. *elongatum* Bréb., *Cl. costatum* Corda, *Cl. cynthia* De Not., *Cl. didymotocum* Corda, *Cl. Ehrenbergii* Menegh., *Cl. gracile* Bréb., *Cl. intermedium* Ralfs, *Cl. Inneri* Ralfs var. *robustum* G. S. West, *Cl. Kuetzingii* Bréb., *Cl. lanceolatum* Kuetz., *Cl. Leibleinii* Kuetz., *Cl. macilentum* Bréb., *Cl. Mallinvernianum* De Not., *Cl. peracerosum* Gay var. *elegans* G. S. West, *Cl. Pritchardianum* Arch., *Cl. pusillum* Hantzsch., *Cl. robustum* Ehrnb., *Cl. siliqua* W. et G. S. West, *Cl. strigosum* Bréb., *Cl. toxon* West, *Cl. ulna* Focke, *Spirogyra adnata* (Vauch.) Kuetz., *Sp. decimina* (Muell.) Kuetz., *Sp. fluviatilis* Hilse, *Sp. gracilis* (Hass.) Kuetz., *Sp. Glevilleana* (Hass.) Kuetz., *Sp. inflata* (Vauch.) Rbh., *Sp. insignis* (Hass.) Kuetz., *Sp. longata* (Vauch.) Kuetz., *Sp. majuscula* Kuetz., *Sp. maxima* (Hass.) Wittr., *Sp. porticalis* (Muell.) Clave, *Sp. rivularis* (Hass.) Rbh., *Sp. stictica* (Engl. Bot.) Wittr., *Sp. varians* (Hass.) Kuetz., *Mougeotia laetevirens* (A. Br.) Wittr., *M. scalaris* Hass., *M. viridis* (Kuetz.) Wittr., *Vaucheria De Baryana* Voronin, *V. dichotoma* Ag., *V. deminata* DC. em. Valz., *V. sessilis* DC., *V. sphaerospora* Nordst. f. *dioica* Kold.-Rosenv., *V. uncinata* Kuetz.



Степень встречаемости на водорослях хитридиевых грибов во всех исследованных пробах. *1 — Pseudolpidiopsis parasitica* (Fisch.) v. Minden; *2 — Olpidium entophytum* A. Braun; *3 — O. endogenum* (Braun) Schröter; *4 — Micromyces spirogyrae* Skwort.; *5 — Phlyctidium laterale* (Braun) Serb.; *6 — Ph. sphaerocarpum* (Zopf) Serb.; *7 — Rhizophidium globosum* (Braun) Schröter; *8 — R. mamillatum* (Braun) Fischer; *9 — R. ampullaceum* (Braun) Fischer; *10 — R. fusus* (Zopf) Fischer; *11 — Plyctochytrium Schenkii* Schröter; *12 — Entophlyctis bulligera* (Zopf) Fischer; *13 — E. rhizina* (Schenk) v. Minden; *14 — Catenaria pygmea* Serb.

Исследований состава диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) вышеуказанных водоемов очень мало. Однако кремнеземки там встречаются довольно часто и в большом количестве. В наших пробах мы находили диатомовые водоросли из следующих родов: *Synedra*, *Gomphonema*, *Melosira*, *Fragilaria*, *Cocconeis*, *Rhoicosphenia*, *Amphora*, *Navicula*, *Cymbella*, *Nitzschia*, *Mastogloia* и др.

В результате проведенных исследований нами выявлена большая группа хитридиевых грибов, паразитирующих на водорослях. Некото-

[1] Указывается видовой состав водорослей не всего водоема в целом, а лишь тех мест водоема, где были взяты пробы для исследования.

рые виды грибов [*Olpidium entophytum* A. Braun, *Phlyctidium laterale* (Braun) Serb., *Rhizophidium globosum* (Braun) Schröter, *Phlyctochytrium Schenkii* Schröter] встречались часто, другие, наоборот, попадались в наших пробах лишь как единичные экземпляры. На рисунке показана степень встречаемости различных видов хитридиевых грибов во всех исследованных нами пробах.

Обнаруженные на водорослях грибы принадлежат к семействам *Olpidiaceae*, *Synchytriaceae*, *Rhizidiaceae* и *Cladochytriaceae*.

У грибов семейства **OLPIDIACEAE** полностью отсутствует мицелий, тело гриба расположено внутри пораженной ткани хозяина в виде протоплазматической массы, снабженной еще на ранней стадии развития тонкой оболочкой; при созревании гриб функционирует как отдельный зооспорангий или как покоящаяся спора; зооспоры с одной задней ресничкой.

Из семейства *Olpidiaceae* нами были обнаружены грибы, принадлежащие к двум родам: *Pseudolpidiopsis* von Minden и *Olpidium* Schröter.

Род **Pseudolpidiopsis** von Minden, in Babenh. Kryptog.-Fl., Phycomycet., 5 Bd., IV Abth., 1915, p. 255; Fitzpatrick, Phycomycet., 1930, p. 76; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., I т., 1931, p. 16.

Syn.: *Diplophysa* Schröter (subgenus *Pleocystidium* Fischer) in Engl. u. Prantl. d. nat. Pflanzenfam. I, 1 Abth., 1897, p. 85.

Этот род обладает всеми существенными признаками семейства *Olpidiaceae*; так, например, у грибов этого рода полностью отсутствует мицелий. Слоевища грибов располагаются внутри (интраматрикально) пораженной клетки питающего растения и на ранней стадии своего развития имеют тонкую оболочку. При дальнейшем созревании тело гриба может стать или отдельным спорангием, или покоящейся спорой. Зооспоры с одной задней ресничкой. Единственным и наиболее существенным отличием грибов рода *Pseudolpidiopsis* v. Minden от грибов рода *Olpidium* Schröter является наличие сопровождающей клетки при покоящейся споре. У грибов этого рода наблюдается контакт двух слоевищ на ранних стадиях их развития, причем одно из них функционирует как мужская, а другое как женская гамета. После того как содержимое мужской гаметы переходит в женскую, оболочка пустой мужской клетки остается прикрепленной к женской, которая превращается в покоящуюся спору. В исследуемом нами материале мы наблюдали гриб из рода *Pseudolpidiopsis* на нитях водоросли *Mougeotia* sp. Слоевище гриба лежало свободно в клетке питающего растения. Гриб обладал гладкостенной покоящейся спорой с одноресничными зооспорами. Однако в отличие от вида *P. Schenkiana* (Zopf) v. Minden он имел, вместо одной, несколько сопровождающих клеток при покоящейся споре, поэтому мы его отнесли к виду *Pseudolpidiopsis parasitica* (Fisch.) v. Minden.

Наряду с этим мы наблюдали поражение, подобное предыдущему, у водорослей *Cladophora*, *Closterium*, где покоящиеся споры грибов-паразитов не имели сопровождающих клеток, и поэтому мы отнесли их к роду *Olpidium* Schröter. Нами обнаружены были два вида грибов этого рода.

1. **Olpidium entophytum** A. Braun, in Monatsb. Berl. Akad. d. Wiss., 1856, p. 589; Fischer, in Rabenh. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 25; Schröter, in Engl. u. Prantl. d. nat. Pflanzenfam., I T., 1 Abth., 1897, p. 68; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 243; Fitzpatrick, Phycomycet., 1930, p. 73; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., I т., 1931, p. 17.

Syn.: *Olpidium endogenum* A. Braun, Abh. Berl. Akad. d. Wiss., 1855, p. 60.

Спорангии одиночные или группами в одной клетке питающего растения, большею частью шаровидные или слегка удлиненные, яйцевидные или эллипсоидальные, различной величины от 12 до 20 μ в диаметре, с одной (весьма редко с двумя) короткими или длинными выводными шейками, которые у своего выходного отверстия вздуты в виде пузыря. Зооспоры шаровидные с капелькой масла и длинной ресничкой. Покоящаяся спора от 10 до 16 μ в диаметре.

Растение-хозяин: *Cladophora* sp.

Местонахождение: р. Лиэлупе близ м. Дубулты.

2. **Olpidium endogenum** (Braun) Schröter in Kryptog.-Fl. v. Schles., III Bd., 1, 1886, p. 180; Fischer, in Rabenh. Kryptog.-Fl. Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 24; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 241; Fitzpatrick, Phycomycet., 1930, p. 73; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., I т., 1931, p. 17.

Syn.: *Chytridium endogenum* A. Braun, in Monatsb. Berl. Akad. d. Wiss., 1855, p. 384 u. Abh. Berl. Akad. d. Wiss., 1855, p. 60; *Chytridium intestinum* A. Braun, in Monatsb. Berl. Akad. d. Wiss., 1856, p. 589.

Спорангии одиночные или группами в одной клетке питающего растения, шаровидно-приплюснутые или эллипсоидальные с гладкой, но довольно толстой оболочкой, различной величины, от 15 до 25 μ в диаметре, с одной выводной шейкой шириною в 5 μ.

Шейка перед выходом из питающей клетки пузыревидно вздувается и затем снова суживается, более или менее выступает за пределы питающей водоросли. Зооспоры шаровидные, около 3 μ в диаметре, с длинной ресничкой и с большой каплей масла. Покоящиеся споры около 15 μ в диаметре, шаровидные или грушевидные с гладкой оболочкой, заключенные во вторичную мешковидную оболочку, заметно отстоящую от первой.

Растение-хозяин: *Closterium* sp.

Местонахождение: у устья реки Даугавы.

А. А. Ячевский (1931) и Фицпатрик (Fitzpatrick, 1930) включили в семейство **Synchytriaceae** небольшой и не совсем еще отчетливый род *Micromyces*, основанный Данжаром (Dangeard, 1889a). Вначале этот род базировался лишь на одном виде — *M. zygogonii* Dang., обнаруженном во Франции в клетках водоросли *Zygogonium*. Позже были описаны несколько новых видов на других водорослях. Так, например, де Вильдеман (Wildeman, 1892) обнаружил вид *Micromyces* на *Mesocarpus* в Бельгии, Скворцов (1927) на *Spirogyra* в Китае и на *Mougeotia* в Чехословакии. Фицпатрик (1930) в своем ключе к родам семейства *Synchytriaceae* отличает род *Micromyces* от большого рода *Synchytrium* тем, что грибы рода *Micromyces* паразитируют только на водорослях. Кроме того, их покоящиеся споры по своим размерам значительно меньше по сравнению с такими же спорами у видов рода *Synchytrium*. Вегетативное тело их состоит из небольшого шаровидного комочка протоплазмы, находящегося внутри клетки питающего растения и превращающегося в шаровидную покоящуюся спору, окруженную грубо шиповатой, бугорчатой оболочкой. Прорастание споры может наступить или немедленно, или спустя некоторое время после ее образования. Подобно грибам подрода *Pycnochytrium* и *Eusynchytrium*, протоплазма из оболочки споры переходит в тонкостенный, бесцветный, гладкий пузырек, где она распадается

на несколько сгруппированных шаровидных спорангиев (сорус). Зооспоры у представителей этого рода обычно многочисленные, маленькие, в среднем от 0.8 до 1.0 μ в диаметре, однoресничатые. Зооспорангии иногда облекаются в толстые, коричнево-бурые, гладкостенные оболочки, переходя в покоящееся состояние. Данжар (1889б) в клетках *Zygogonium* и *Mesocarpus*, а также Скворцов (1927) в клетках *Spirogyra inflata* наблюдали покоящиеся споры не только одиночные, но и парами.

Мы на нашем материале во всех пробах наблюдали в ткани пораженной *Spirogyra* лишь одну спору размером 18—21.5 μ в диаметре, снабженную многочисленными щетинками. Поражения зигот водорослей грибом не было. На основании изложенного исследованный нами паразит на *Spirogyra* sp. мы относим к виду *Micromyces spirogyrae* Skwort., хотя он по своим морфологическим данным во многом сходен и с *M. zygogonii* Dangeard.

1. **Micromyces spirogyrae** Skvortzov, Zur Kennt. d. Phycomycet. aus d. Nordmansch., China, Arch. Protistenk., T. 51, 1925, p. 428.

Зооспора, попадая на поверхность водоросли, втягивает жгутик, одевается оболочкой и переливает свое содержимое в виде голого протопласта в клетку питающего растения. Этот протопласт часто занимает положение в питающей клетке возле ее ядра. Молодое слоевище гриба заметно отличается от содержимого хозяина-растения своей уплотненной сероватого цвета протоплазмой, обильно содержащей сильно преломляющие свет капли масла. Само слоевище имеет амебовидное очертание благодаря наличию псевдоподий. Голое слоевище постепенно развивается в просорус. Зрелый просорус имеет шаровидную форму 12—16 μ в диаметре с бесцветной оболочкой, на которой много острых шипов. К этому времени иногда замечается небольшая гипертрофия питающей клетки. Просорус, прорастая, образует шаровидный, гладкий тонкостенный сорус. Зооспорангии внутри соруса отделяются друг от друга, и общая оболочка соруса разбивается на восемь частей. Зооспорангии имеют гладкую оболочку, в среднем от 6 до 8.5 μ в диаметре, треугольно-закругленные. Из каждого спорангия освобождаются от 15 до 20 и более зооспор. Зооспоры овальные 1.5—2 μ в диаметре, с одной каплей масла и задней ресничкой.

Покоящиеся споры большей частью появляются в опустошенных клетках водоросли, 10—15 μ в диаметре, имеют утолщенную, щетинистую, бурую оболочку. При прорастании они также вначале функционируют как просорусы.

Примечание. Возможно, что этот гриб из рода *Micromyces*, который мы обнаружили на водоросли *Spirogyra* sp., тот же самый, что Данжар наблюдал при поражении клеток водоросли *Zygogonium*. Однако известно, что большинство *Synchytriaceae* сугубо специфично по отношению к хозяевам-растениям. Можно согласиться с предположением Кантера (Canter, 1949), что многие формы грибов из этой группы со сходными морфологическими чертами могут различаться только по физиологическим признакам, главным образом по избирательным свойствам в отношении питающих растений.

Кроме того, на нашем материале мы обнаружили хитридиевый гриб, также сходный с *M. zygogonii* Dang., но поражавший водоросль *Mougeotia* sp. Шерфель (Scherffel, 1926) описывает *M. petersenii* Scherff. на *Mougeotia* sp. Наш гриб весьма близок по морфологии к этому виду. Просорус у него округлый, 12—14 μ, с шиповидной оболочкой. Сорус разделяется на четыре зооспорангия, которые освобождают много

зооспор, примерно до 25—30. Зооспоры овальные, крупные, в среднем 5.0×2.0 μ размером. Покоящиеся споры не удалось наблюдать.

Следующая группа хитридиевых грибов, изученных нами, относится к семейству **RHIZIDIACEAE**. Известно, что это семейство содержит большее количество родов по сравнению с другими семействами порядка *Chytridiales*. Общие признаки грибов семейства *Rhizidiaceae* следующие: мицелий присутствует, хотя он обычно слабо развит; мицелиальные нити тонкие, нежные, корневидные с заостренными концами; они не широко распространяются в теле питающего растения, проникая в одну или две из его клеток; зооспорангии всегда по одному на мицелии, холокарпические, большею частью расположенные эпибиотично; покоящиеся споры развиваются подобно спорангиям. Грибы этого рода по преимуществу паразиты водорослей. Из 22 родов этого семейства мы обнаружили на водорослях грибы-паразиты из пяти родов: *Rhizophidium* Schenk, *Phlyctochytrium* Schröter, *Chytridium* A. Braun, *Entophlyctis* A. Fischer, *Rhizophlyctis* A. Fischer.

Род **Rhizophidium** Schenk (A. Schenk, 1885, Ueber das Vorkommen kontraktiler Zellen); Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 85; Schröter, in Engl. u. Prant., Die nat. Pflanzenf., I T., 1 Abth., 1897, p. 76; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 315; Fitzpatrick, Phycomycet., 1930, p. 91; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 37.

Род включает около 30 видов. Ряд видов этого рода паразитирует на различных водорослях, реже на насекомых и пыльце высших растений. Зооспорангии у них всегда эпибиотические, развиваются непосредственно на грибнице, которая развита часто в виде ризоидов. Мицелий обычно монофаговый. Спорангий при созревании раскрывается одним или несколькими устьицами, иногда удлиняющимися в хоботки. Зооспоры выходят из спорангия всегда совершенно созревшими, они шаровидные с одной ресничкой. Иногда вместо спорангия развивается покоящаяся спора с толстой, бесцветной, буроватой, большею частью гладкой оболочкой. Покоящаяся спора также всегда эпибиотическая и снабжена ризоидами, внедряющимися в клетку питающего растения.

И. Л. Сербинов (1907), исследуя организацию и историю развития хитридиевых грибов из рода *Rhizophidium*, разделил их на три самостоятельных рода (*Phlyctidium* Schröter, *Dangeardia* Schroeder и *Rhizophidium* Schenk), основываясь на форме строения их гаустория. Сербинов возражает против того, что Фишер в своей монографии (Fischer, 1892) (как и Шретер в монографии в издании Энглера и Прантля) соединил *Phlyctidium* и *Rhizophidium* в один общий род *Rhizophidium*. Сербинов, подвергая детальному морфологическому изучению виды *Phlyctidium chlorogonii*, *Phlyct. pollinis*, *Phlyct. sphaerocarpum*, а также *Phlyct. laterale*, нашел у них у всех постоянно простой, неветвистый гаусторий, лишенный ризоидов. У *Dangeardia* Schroeder, как наблюдал Сербинов, гаусторий всегда иглообразный и неветвистый, в то время как у представителей рода *Rhizophidium* Fischer он ветвистый.

В наших пробах мы обнаружили следующие виды грибов.

1. **Phlyctidium laterale** (Braun) Serb. — Сербинов, Ботан. записки, т. 24, 1907, p. 57, 64.

Syn.: *Chytridium laterale* A. Braun, Abh. Berl. Akad. d. Wiss., 1855, p. 41; *Phlyctidium Haynaldii* Schaarschm., Hedwig. 22, 1883, p. 125; Saccardo, Syll. IX, p. 360; *Chitridium (Rhizophidium) laterale* Fischer,

in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 91; Saccardo, Syll. VII, p. 306; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 36; *Rhizophidium Hyanaldii* Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 92; Saccardo, Syll. XI, p. 248.

Зооспорангии расположены экстраматрикально, шаровидные или эллипсоидальные, от 10 до 12 μ в ширину и от 11 до 14 μ в длину, с 1 до 3 выводными шейками (носиками), с гладкой оболочкой. Гриб прикрепляется к растению при помощи внедряющегося только в оболочку водоросли короткого, широкого, неветвистого гаустория. Последний не проникает вовнутрь питающей клетки. Зооспоры до 2—3 μ в диаметре, с длинной задней ресничкой. Покоящиеся споры шаровидные, около 11 μ в диаметре, с бесцветной толстой оболочкой, снабженные такими же гаусториями, как у спорангия.

Растение-хозяин: *Ulothrix* sp.

Местонахождение: р. Даугава в районе несколько выше окрестности г. Риги.

2. **Phlyctidium sphaerocarpum** (Zopf) Serb., Дневник XI съезда Русск. естеств. и врачей, 1901, № 10, p. 474.

Syn.: *Rhizidium sphaerocarpum* Zopf, Nova Acta Akad. Leop., 47 Bd., 1884, p. 202; *Rhizophidium sphaerocarpum* (Zopf) Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 95; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 325; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 37.

Зооспорангии расположены экстраматрикально, сидят группами до 10—12, шаровидные или яйцевидные с бесцветными двухслойными оболочками, размером 10—20 μ в ширину и 10—18 μ в длину. Мицелий интраматрикальный, состоит из короткого, иглоподобного гаустория, нижние концы которого свободны от каких-либо ризоидов. При созревании спорангиев у них ослизняется верхушечная часть оболочки, где образуется широкое отверстие, через которое выходят зооспоры числом до 40. Зооспоры шаровидные, имеющие по одной длинной задней ресничке. Покоящаяся спора образуется так же, как спорангий, но с более утолщенной двухслойной оболочкой; размер ее от 15 до 24 μ в диаметре.

Растение-хозяин: *Oedogonium* sp. и *Spirogyra* sp.

Местонахождение: р. Лиэлупе близ ст. Майори.

3. **Rhizophidium globosum** (Braun) Schröter, Kryptog.-Fl. Schles, III, Bd. 1, 1886, p. 191; Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 90; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 319; Сербинов, Бот. записки, т. 24, 1907, стр. 72; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 38.

Syn.: *Chytridium globosum* Braun, Abh. Berl. Akad. d. Wiss., 1855, p. 34, 61.

Подробное изучение истории развития этого гриба было произведено Сербиновым (1907). Им показано, что вегетативные и созревшие к репродуктивному размножению тела грибов этого вида имеют всегда совершенно округлую форму; они расположены экстраматрикально и в большинстве группами на одной водоросли. Созревшие зооспорангии достигают от 12 до 50 μ в диаметре, с 1—5 сосковидными устьицами, через которые выходят зооспоры. Оболочка у гриба двойная, наружная утолщенная, плотная и внутренняя тонкая. От экстраматрикальной части гриба вовнутрь водоросли отходит утолщенный ризоид, обычно начинающийся

под спорангием небольшим расширением (зачаточной апофизой). Ризоид сильно ветвится и образует своими окончаниями внутри протопласта питающей клетки сетчатое сплетение. Покоящиеся споры, возникающие в более старых культурах, шаровидные, сначала бесцветные, а потом коричневые, наружная оболочка у них мелкощетинистая, внутренняя гладкая, 25—30 μ в диаметре. (На нашем материале покоящихся спор не было). Зооспоры круглые, 2 μ в диаметре, с одной задней ресничкой.

Гриб *Rhiz. globosum* (Braun) Schröter является широко распространенным видом этого рода. Браун (Braun, 1885) обнаружил его на *Oedogonium funticola*, *O. rivulare* и, повидимому, на *Melosira varians*. Кон (Cohn, 1856), Шенк (Schenk, 1858), Данжар (Dangeard, 1889a) и другие указали много различных водорослей, питающих указанный гриб, как, например, из десмидиевых (виды *Closterium* и *Penium*), нитчаток (*Cladophora*, *Oedogonium* и др.), диатомовых (виды *Melosira*, *Pinnularia* и др.) и синезеленых (виды *Anabaena* и *Oscillaria*). Сербинов (1907) наблюдал распространение *Rhiz. globosus* на десмидиевой водоросли *Penium digitus* (Ehrbg.) Bréb. на *Pleurotaenium trabecula* (Ehrbg.) Näg., *Genicularia spirotaenia* D. By.

Растение-хозяин: *Oedogonium* sp.

Местонахождение: городской канал г. Риги.

4. **Rhizophidium mamillatum** (Braun) Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 93; Schröter in Engl. u. Prantl d. nat. Pflanzenfam., I T., 1 Abth., 1897, p. 76; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 1915, p. 327; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 39; Сербинов, Ботан. записки, т. 24, 1907, стр. 65.

Syn.: *Chytridium mamillatum* A. Braun, Abh. Berl. Akad. d. Wiss., 1855, p. 32; Dangeard, Le Botaniste, 2 Bd., p. 242; *Phlyctidium mamillatum* Schröter, Kryptog.-Fl. Schles., III Bd., 1, 1886, p. 190.

Зрелые зооспорангии, готовые к репродуктивному размножению, имеют лимонообразную, грушевидную или широкояйцевидную форму, в верхней части снабжены широким, закругленным сосочком, служащим выходным отверстием для зооспор. Зооспорангии расположены экстраматрикально, имеют одну бесцветную гладкую оболочку. Зооспоры внутри спорангия заключены еще в гомогенную слизистую массу, которая вместе с ними, при их окончательном созревании, выбрасывается наружу. Зооспорангии имеют длину 20—30 μ и ширину 16—19 μ. Зооспоры 3—4 μ в диаметре, с одной длинной задней ресничкой. Покоящиеся споры не были обнаружены. Клетка водоросли, пораженная грибом, бочонкообразно увеличена. Гипертрофия наблюдается не только у пораженной, но и у соседних с ней клеток. Гриб обладает значительным интраматрикальным мицелием. Последний представляет собою тонкий, ветвистый гаусторий, распространенный только в одной клетке и не проникающий в соседние.

Растение-хозяин: *Ulothrix* sp.

Местонахождение: река Даугава близ г. Риги.

5. **Rhizophidium ampullaceum** (Braun) Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., I Bd., IV Abth., 1892, p. 101; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 332; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 40.

Syn.: *Chytridium ampullaceum* A. Braun, Abh. Berl. Akad. d. Wiss., 1855, p. 66.; *Sphaerostylidium ampullaceum* A. Braun, Abh. Berl. Akad. d. Wiss., 1855, p. 75; Saccardo, Syll. VII, p. 309.

Зооспорангии расположены экстраматрикально, 7—10 μ в диаметре. В нижней части шаровидные, в верхней оканчиваются длинным цилиндрическим хоботком. Интраматрикальный мицелий не удалось рассмотреть. Свободных зооспор и покоящихся спор также не удалось наблюдать. Зооспорангии сидят кучками на вегетативных клетках водоросли.

Растение-хозяин: *Oedogonium* sp.

Местонахождение: р. Лиэлупе близ м. Булдури.

6. **Rhizophidium Fusus** (Zopf) Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., I Bd., IV Abth., 1892, p. 99; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 330.

Syn.: *Rhizidium Fusus* Zopf, Nova Acta Akad. Leop., 47, 1884, p. 199; Saccardo, Syll. VII, p. 297.

Зооспорангии расположены экстраматрикально, веретеновидные, имеющие наибольший размер в средней своей части. Длина спорангия 20—22 μ, ширина 11—13 μ. Мицелий интраматрикальный, тонкий, ветвящийся по всей питающей клетке. Зооспоры выходят через ослизненную верхушку спорангия, шаровидные, с задней ресничкой. Покоящиеся споры не обнаружены.

Растение-хозяин: *Melosira* sp.

Местонахождение: р. Лиэлупе ниже м. Булдури.

Род **Phlyctochytrium** Schröter, in Engl. u. Prantl, d. nat. Pflanzenfam., I T., 1 Abth., 1897, p. 78; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 338; Fitzpatrick, Phycomycet., 1930, p. 94; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 50.

Syn.: *Rhizidium* A. Braun, in Monatsb. d. Berl. Akad., 1856, p. 591; Fischer in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 106.

Род содержит 12—13 видов, встречающихся преимущественно на водорослях. Зооспорангии гриба всегда расположены на шаровидном подспорангиальном вздутии (апофизе), у основания которого начинаются разветвления мицелия. Мицелий весь интраматрикальный, тонкий, разветвленный, обычно монофаговый. Зооспорангий без экстраматрикальной ножки, подспорангиальное утолщение находится внутри клетки питающего растения; раскрывается спорангий у вершины простым устьицем. Зооспоры образуются внутри спорангия. Покоящиеся споры у большинства видов не известны. В целом род *Phlyctochytrium* Schröter, за исключением наличия у него подспорангиального пузырька, соответствует роду *Rhizophidium*. От близкого к нему рода *Zygorhizidium* он отличается отсутствием верхушечной крышечки при раскрытии зрелого зооспорангия перед выходом из него наружу зооспор.

7. **Phlyctochytrium Schenkii** Schröter, in Engl. u. Prantl, d. nat. Pflanzenfam., I T., 1 Abth., 1897, p. 79; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 339; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 40.

Syn.: *Rhizidium Schenkii* Dang., Ann. Sc. Nat., 7 sér., 4 Bd., 1886, p. 279; Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 107.

Зооспорангии сидячие, часто группами, очень различной формы, большею частью грушевидные или эллипсоидальные, с гладкой оболочкой. У основания зооспорангия имеется значительное подспорангиальное вздутие (апофиза), расположенное внутри клетки питающего растения. Зооспорангии у вершины раскрываются простым широким отвер-

стием. Мицелий, выходящий из субспорангиального вздутия, состоит из одного ветвящегося ризоида. Зооспоры шаровидные, с одной каплей масла и длинной задней ресничкой. Покоящиеся споры не наблюдались.

Растение-хозяин: *Cladophora* sp. и *Closterium* sp.

Местонахождение: р. Лиэлупе близ м. Дубулты и устья р. Даугавы.

Род **Entophlyctis** Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., I Bd., IV Abth., 1892, p. 114; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 353; Fitzpatrick, Phycomycet., 1930, p. 90, 98; Ячевские, Определит. грибов. Фикомиц., т. I, 1931, стр. 43.

Зооспора, попадая на поверхность растения-хозяина, одевается оболочкой и выпускает в ткань питающей клетки тонкую проростковую трубку, окончание которой постепенно увеличивается до образования спорангия. От последнего выходят большею частью сильно ветвящиеся корнеподобные мицелии, состоящие из тонких нитей, пронизывающих клетку растения-хозяина. Опустевшая оболочка зооспоры и ее проростковая трубка исчезают полностью или сохраняются, становясь выводной шейкой зооспорангия. В случае исчезновения старой проростковой трубки зооспорангий образует самостоятельно удлиненную шейку (или хоботок), пробуравливающую стенку питающей клетки. У грибов этого рода зооспорангии всегда расположены интраматрикально. Зооспоры шаровидные. Вместо спорангия может образоваться покоящаяся спора с утолщенной двухслойной оболочкой. Внешняя оболочка гладкая или щетинистая, с желтоватой или коричневой окраской, внутренняя оболочка обычно бесцветная. Протоплазма покоящейся споры наполнена крупными зернами или сильно преломляющими свет каплями масла.

8. **Entophlyctis bulligera** (Zopf) Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 116; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 356; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 44.

Syn.: *Rhizidium bulligerum* Zopf, Nova Acta Acad. Leop., 47 Bd., 1884, p. 195.

Зооспорангии шаровидные, многочисленные в каждой питающей клетке, они плотно прилегают к внутренней поверхности оболочки водоросли и выступают наружу в виде небольшого пуговкоподобного хоботка. Зооспоры шаровидные, освобождаются через хоботок. От спорангия отходят один или несколько сильно ветвящихся ризоидов, оканчивающихся тонкими нитями мицелия, которые часто пронизывают подряд несколько клеток питающего растения. Покоящиеся споры не наблюдались.

Растение-хозяин: *Oedogonium* sp.

Местонахождение: канава в лесу близ Кемери.

9. **Entophlyctis rhizina** (Schenk) v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 354.

Syn.: *Chytridium rhizinum* Schenk, Verhandl. d. phys. med. Ges. in Wüzburg, 1858, p. 238; *Rhizidium vaucheriae* Fisch. Beitr. z. Kenntn. Chytrid., 1884, p. 24, 26; *Entophlyctis vaucheriae* (Fisch.) Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 117.

Зооспорангии шаровидные или яйцевидные 10—25 μ в диаметре, часто скопляющиеся большими группами в одной питающей клетке растения, с гладкой оболочкой. От основания зооспорангиев отходит один или несколько ризоидов, разветвляющихся на тонкие мицелиальные

нити. Зрелые спорангии имеют длинную выводную шейку (хоботок), иногда значительно выступающую из субстрата. Зооспоры шаровидные, с ресничкой и каплей масла. Покоящиеся споры, образующиеся подобно зооспорангиям, с утолщенной гладкой двухслойной оболочкой, снаружи коричневой и внутри бесцветной. Протоплазма споры имеет мелкозернистое строение и содержит несколько крупных капелек масла. Покоящаяся спора при прорастании дает однoресничатые зооспоры.

Растение-хозяин: *Vaucheria* sp.

Местонахождение: р. Лиэлупе близ ст. Майори.

Семейство **CLADOCHYTRIACEAE** Schröter, in Engl.u. Prantl. d. nat. Pflanzenfam., I T., 1 Abth., 1897, p. 80; Fischer in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 131; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 387; Fitzpatrick, Phycomycet., 1930, p. 100; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 46.

Представители этого семейства сходны с *Rhizidiaceae* по наличию у них мицелия. У хитридиевых грибов из сем. *Cladochytriaceae* грибница значительно развита, как эндогенно, так и экзогенно, по отношению растения-хозяина. Эндогенная грибница состоит из тонких, ветвящихся нитей мицелия, большею частью одноклетная, но в иных случаях с более или менее многочисленными перегородками, часто исчезающая при образовании плодоношений. Мицелий, главным образом в местах ветвления и на концах, образует интеркалярные вздутия, часто расположенные четковидными рядами, отделяющиеся друг от друга суженными перетяжками. Вздутия превращаются в зооспорангии или покоящиеся споры. Зооспорангии или раскрываются посредством простого устьица, или образуют выводные шейки (хоботки), простирающиеся до поверхности субстрата. Иногда устьица отсутствуют и оболочка зооспорангия просто растворяется. Зооспоры с одной ресничкой. У некоторых грибов известны только покоящиеся споры, обладающие нередко придатками в виде пустых клеток (вероятно, остаток антеридия).

Род **Catenaria** Sorokin, Ann. Sci. Nat., 6 sér. bot., 4 Bd., 1876, p. 67; Dangeard, Ann. Sci. Nat., 7 sér. bot., 4 Bd., 1876, p. 307; Schröter in Engl. u. Prantl., d. nat. Pflanzenfam., I T., 1 Abth., 1897, p. 83; Fischer, in Rabenhors. Kryptog.-Fl., Phycomycet., I Bd., IV Abth., 1892, p. 143; v. Minden, Kryptog.-Fl. Brandenb., 5 Bd., 1915, p. 418; Fitzpatrick, Phycomycet., 1930, p. 101; Ячевские, Определит. грибов, Фикомиц., т. I, 1931, стр. 49.

Представители этого рода — одноклеточные, типичные эндогенные паразиты. Интеркалярные зооспорангии образуются на разветвлениях грибницы и отделяются с обеих сторон от остальной части мицелия особыми перегородками. Грибница сначала одноклетная, нитевидная, ветвистая, впоследствии с поперечными перегородками и с удлиненными перетяжками, отделяющими многочисленные округлые утолщенные части, представляющие собою зооспорангии. При созревании зооспорангий формирует выводную шейку, через которую одножгутиковые, шаровидные зооспоры выходят наружу. Выходя из зооспорангия, зооспоры останавливаются на непродолжительное время около выходного отверстия, будучи заключены в особую слизистую массу, которая затем растворяется в воде и полностью освобождает споры. Иногда вместо зооспорангиев развиваются подобным образом покоящиеся споры с гладкой, бесцветной оболочкой.

1. **Catenaria pygmea** Serb. — Сербинов, Ботан. записки, т. 24, 1907, стр. 93; Saccardo, Syll. XXI, p. 847.

Гриб одноклетный, несептированный, с однослойной оболочкой: состоит из овальной части — будущего зооспорангия и из ветвистого гаустория, пронизывающего соседние клетки питающего растения. Гаустории отходят от основной расширенной части вегетативного тела гриба в обе стороны, так что формирующийся зооспорангий имеет два ветвистых гаустория. Гаусторий дихотомически ветвится внутри тела питающего организма. Зооспорангии интраматрикальные, одиночные, всегда отделены перегородками от гаусториев. Зооспоры круглые, в 1.5—1.7 μ в диаметре, с одной длинной задней ресничкой. Покоящиеся споры бесцветные, круглые, с гладкой оболочкой, многослойные, с одной центральной каплей масла.

Растение-хозяин: *Mougeotia* sp.

Местонахождение: р. Лиэлупе ниже м. Дубулты.

ЛИТЕРАТУРА

Сербинов И. Л. Бот. записки, 24, 1907 (отд. оттиск).
Ячевские А. А. и П. А. Определитель грибов. Совершенные грибы. I. Фикомицеты. 1931.
Braun A. Abh. Berl. Akad. d. Wiss., 34, 1885.
Canter H. M. British Mycolog. Soc. Transact., 32, № 1, 69, 1949.
Cohn I. Nova Acta Akad. Leop., 24, 1, 1856.
Dangeard P. A. Le Botaniste, I, 52, 1889a.
Dangeard P. A. Le Botaniste, I, 61, 1889б.
Fischer A. Phycomycetes in Rabenhors. Kryptog.-Fl., I Bd., IV Abth., 1892.
Fitzpatrick H. M. Lower fungi, Phycomycet., 80, 1930.
Graudina A. Acta Horti Bot. Universit. Latvien., 3, № 1, 27, 1928.
Minden M. v. Kryptog.-Fl. Mark Brandenb., 5, 257, 1915.
Skuja H. Acta Horti Bot. Universit. Latvien., 1, № 1, 33, 1926a.
Skuja H. Acta Horti Bot. Universit. Latvien., 1, № 3, 149, 1926б.
Skuja H. Acta Horti Bot. Universit. Latvien., 2, № 2/3, 51, 1927.
Skuja H. Acta Horti Bot. Universit. Latvien., 3, № 2/3, 103, 1928.
Skuja H. Acta Horti Bot. Universit. Latvien., 7, № 1/3, 25, 1932.
Skvortzow B. W. Archiv Protistenk., 57, 204, 1927.
Scherffel A. Archiv Protistenk., 54, 167, 1926.
Schenk A. Ueber d. Vorkommen contractiler Zellen im Pflanzenreiche, 1858.
Wildeman E. de, Bull. Soc. Belge de mior., 30, 173, 1892.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

Н. А. ЧЕРЕМИСИНОВ

БОЛЕЗНИ КОРНЯ КОК-САГЫЗА

Значение болезней. Корневые гнили являются наиболее распространенными и вредоносными болезнями кок-сагыза, который поражается ими на всех фазах развития. Однако данных о размерах потерь, обусловленных определенным типом заболевания, и о качественном составе возбудителей корневых заболеваний до сих пор очень мало. О поражении кок-сагыза корневой гнилью вообще, без указания возбудителей, сообщают в своих работах Писарькова (1941), Сокович (1941), Цешковский (1939). Но не только во время вегетации кок-сагыз поражается корневыми микозами; в значительной степени подвержены загниванию, аналогичному корневым гнилям, черенки кок-сагыза. На это явление обращает внимание Мынбаев (1946), а также позднее в своих работах Дорожкин (1948).

В течение вегетационного периода (1946—1948 гг.) в различных пунктах выращивания кок-сагыза проводилось фитопатологическое обследование, при этом обнаружилась высокая зараженность корневыми гнилями. В разное время поражение белой гнилью составляло от 1.3 до 10%, трахсомикозным увяданием — от 2.9 до 9.9%, ризоктониозом, или красной гнилью — от 2.2 до 5.1%.

Приведенные цифровые данные о поражении кок-сагыза отдельными корневыми болезнями и литературные сообщения свидетельствуют о том, что корневые гнили кок-сагыза являются довольно опасными и разрушительными болезнями, вызывающими большой выпад растений и значительные потери черенков при вегетативном размножении. Вредоносность этих болезней усугубляется еще широким их распространением.

Типы поражения. Болезни корня кок-сагыза, обычно объединяемые общим названием «корневые гнили», на самом деле довольно разнообразны как по характеру патологического процесса, так и по составу возбудителей, вызывающих тот или иной тип поражения. Часто определенная болезнь корня — корневая гниль — вызывается вполне определенным видом паразита.

В одном случае поражению подвергается более богатая водой и запасными питательными веществами паренхимная ткань, которая под воздействием ферментов паразита буреет, темнеет, теряет межклеточное вещество, размягчается и превращается в мягкую, почти бесформенную массу, прикрытую пробковым покровом. Такое поражение корня называется гнилью, причем она, в зависимости от условий, может быть мокрой или сухой. При мокрой гнили корень становится мягким, мокрым; вызывается она преимущественно бактериями (бактериоз).

При сухой гнили, иначе называемой белой, пораженный корень подсыхает, его паренхима пронизывается светлым мицелием. Возбудителями сухой гнили являются грибы (микоз). Надземная масса пораженных растений быстро увядает и засыхает.

В другом случае поражается не паренхимная, а проводящая сосудистая система, которая закупоривается поселившимися в сосудах болезнетворными микроорганизмами и принимает бурую окраску, хорошо заметную на поперечных срезах корня. Поражение сосудистой системы корня грибами (трахеомикоз) и бактериями (трахеобактериоз) приводит к постепенному общему увяданию и позднее к отмиранию растения.

Наконец, к загниванию корней может привести появление на них уже в поле грибного плесневидного налета, вначале белого, а затем иного цвета. Преимущественное значение здесь имеет гриб *Rhizoctonia*, а вызываемая им болезнь корня кок-сагыза названа «ризоктониозом».

Все перечисленные типы поражения корневой системы кок-сагыза имеют место на плантациях и проявляются в различной степени в течение всего вегетационного периода.

Приводим описание болезней корня кок-сагыза и их возбудителей.

1. БЕЛАЯ ГНИЛЬ (СКЛЕРОТИНИОЗ)

Признаки болезни. В зависимости от места первоначальной инфекции и метеорологических условий можно установить два типа поражения и активности патологического процесса.

При заражении корня в его верхней части или корневой шейке при внимательном осмотре можно иногда заметить побурение и размягчение ткани корня. В сырую погоду или во влажных условиях в этих местах появляется белый мицелий, постепенно захватывающий все бо́льшие участки корня и даже нижние листья розетки. Позднее в пораженных участках корня образуются склероции, которые являются характерным признаком данного микоза. Пораженные растения быстро увядают, вся розетка засыхает и легко удаляется из почвы. На разрыве и внутри ткани корня виден белый мицелий и различной величины склероции. Если поражение начинается в верхней части корня и переходит на розетку, то определить заболевание легко по внешним признакам, без выкапывания растения из почвы.

В случае первоначального заражения растения в глубинной части корня и в его боковых корешках процесс разрушения идет продолжительное время, внешне не обнаруживаясь в типичной форме. Пораженное растение некоторое время продолжает расти за счет верхней, здоровой части или боковых корней, и только позднее начинается медленное побурение черешков листьев с последующим увяданием и засыханием последних.

По внешним признакам в таком случае затруднительно установить причину увядания растения. Для определения болезни необходимо выкопать из почвы подозрительное растение на 10—15 см, и тогда картина поражения станет ясной. Склеротиниозное растение в пораженной части имеет темнобурую окраску и покрыто белым мицелием, а на разрывах корня и в местах отхода боковых корешков видны черные или беловатые склероции (рис. 1). При далеко зашедшем патологическом процессе вся паренхима корня разрушается, а проводящая система с нитями каучука и остатками паренхимы превращается в светлый шнур, покрытый склероциями (белая гниль).

При осторожной выкопке пораженных растений можно видеть мицелий сразу на нескольких корнях и даже между ними и на частичках почвы. В пределах одного гнезда у растений можно найти различные стадии процесса заболевания — от побурения корня и появления поверхностного мицелия до полного разрушения отдельных корней и образования в них черных склероциев.

Ранней весной на перезимовавших пораженных растениях новые листья или совсем не развиваются, или развиваются крайне медленно. Прошлогодние листья на таких растениях более заметны: они плотно прижаты к почве, и сверху на них видны черные блестящие склероции. Корни этих растений целиком разрушены грибом и являют типичную картину склеротиниозной гнили.

Таким образом, самым характерным симптомом белой гнили является побурение и потемнение ткани корня с последующим загниванием паренхимной части его и образованием различной величины и формы склероциев как на поверхности, так и внутри корня.

Описание возбудителя. Возбудителем белой гнили является сумчатый гриб **Sclerotinia Libertiana** Fuck. (*Sclerotinia sclerotiorum* Schrot.), в цикле развития которого постоянно образуются склероции, что и послужило поводом к другому названию данной болезни — склеротиниоз.

Рис. 1. Кок-сагыз, пораженный склеротиниозом. Внешний вид.

Мицелий гриба в виде белого ватообразного налета распространяется в области корневой системы кок-сагыза как на поверхности, покрывая пораженные участки, так и внутри, пронизывая ткани корня в различных направлениях. Белый мицелий уплотняется и превращается в черные склероции, величина и форма которых зависят от места их образования. Склероции, образующиеся на поверхности пораженной части корня, — округлые, продолговатые или шаровидные, 2—3×2—6 мм; возникающие внутри корня, — приплюснутые или пластинчатые, округлые или угловатые, 5—8×12—15 мм.

При благоприятных внешних условиях склероции, собранные с пораженных корней, а также полученные в чистой культуре, при проращивании дают сумчатые плодовые тела — апотеции, внутри которых развиваются сумки и споры. Плодовые тела образуются редко, и гриб

больше встречается в вегетативной стадии — мицелия и склероциев.

В чистой культуре гриб хорошо растет как на твердых (искусственных и естественных), так и на жидких питательных средах, образуя пышный мицелий и склероции. Отдельные склероции иногда сливаются вместе, образуя цепочки или неправильной формы тела, достигающие нередко значительных размеров. По поверхности питательной среды склероции располагаются концентрическими кругами, причем самые крупные склероции сосредоточиваются у периферии, а по мере приближения к центру они мельчают.

Локализация гриба. По отношению к ткани корня кок-сагыза и по характеру поражения мицелий гриба *Sclerotinia Libertiana* является внутренним (эндобиотическим), и если мы наблюдаем его на поверхности пораженной части растения, то только при обильном развитии гриба и при повышенной влажности воздуха. Но только в результате развития внутреннего мицелия происходит побурение и загнивание ткани корня и получается типичная картина поражения кок-сагыза склеротиниозом.

Микроскопическое исследование корня кок-сагыза, в различной степени пораженного *Sclerotinia Libertiana*, дает возможность составить картину локализации гриба во внутренних тканях и общую картину анатомического строения пораженного корня.

Мицелий гриба *Sclerotinia Libertiana* бесцветный, сильно ветвящийся, с частыми поперечными перегородками, различного диаметра, который зависит от места расположения и степени развития гриба, располагается межклеточно и внутриклеточно, но всегда без гаусториев. В своем распространении внутри тканей мицелий ограничивается только определенным участком корня (местный мицелий). В подробностях здесь можно установить 3 степени поражения:

1. Слабое поражение. Внешне часть пораженного корня побурела, во влажной камере на ней появляется воздушный мицелий, форма и консистенция корня не нарушены. Внутренний мицелий в виде слабо ветвящихся гиф одинаковой толщины (4—5 μ) на всем протяжении распространяется главным образом межклеточно и частично проникает в клетки паренхимной ткани корня (рис. 2). Протоплазма пораженных клеток сжимается, оболочки местами разрушаются, межклеточники заполняются жидкостью, и пораженные участки приобретают бурую окраску, дающую характерные внешние признаки заболевания в первый период. Побурение тканей корня при слабом поражении не всегда сопровождается наличием в них мицелия, так как он бывает слабо развит и в небольшом количестве. Сосудистая система (ксилема) корня в этой степени поражения имеет нормальную окраску и только позднее буреет.

2. Частичное поражение корня или его разветвлений. В дальнейшем течении процесса заболевания пораженные части корня становятся темнобурыми, сморщенными, несколько сжатыми и утонченными по сравнению со здоровой, не пораженной частью корня и мягкими наощупь, а мицелий в них достигает значительного распространения. Гифы гриба здесь различаются по толщине: тонкие, с диаметром от 6 до 9 μ, и толстые, достигающие 15—18 μ в диаметре. В последнем случае они с частыми поперечными перегородками, с отставшим от стенок клеток зернистым содержимым, иногда образуют скопления в виде параллельных рядов или переплетаются в узлы и сильно анастомозируют. Такие скопления мицелия (зачаточные склероции) раньше и чаще появляются в паренхиме под пробковым покровом коры корня. Клетки паренхимной ткани

сильно разрушены и образуют отдельные участки бесформенной темно-бурой массы. Нарушение формы клеток привело к уменьшению объема и, следовательно, проявилось внешне в утончении корня.

На этой ступени развития склеротиниоза остается здоровым только пробковый покров корня. Но и пробка вследствие изменения объема корня и неравномерного сжатия в некоторых местах образует трещины, и мицелий гриба в виде скопления выходит на поверхность корня, а иногда даже на поверхность почвы в области корневой шейки.

3. В последней, самой сильной степени поражения значительная часть корня или все растение увядает и сгнивает, а не пораженной остается лишь пробковая оболочка, покрывающая в виде разорванного чехла остатки внутренних тканей корня и каучук в виде различной тол-

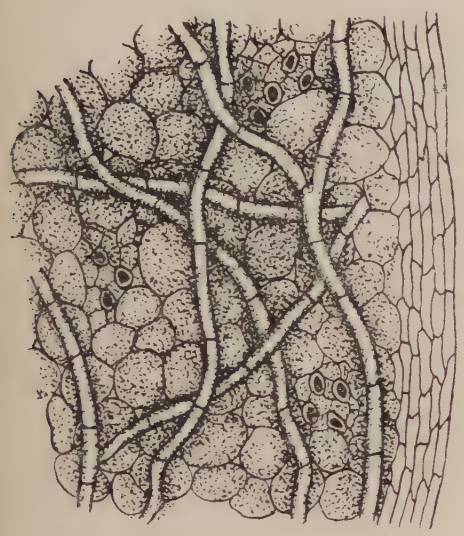


Рис. 2. Мицелий гриба *Sclerotinia Libertiana* в тканях пораженного корня кок-сагыза.

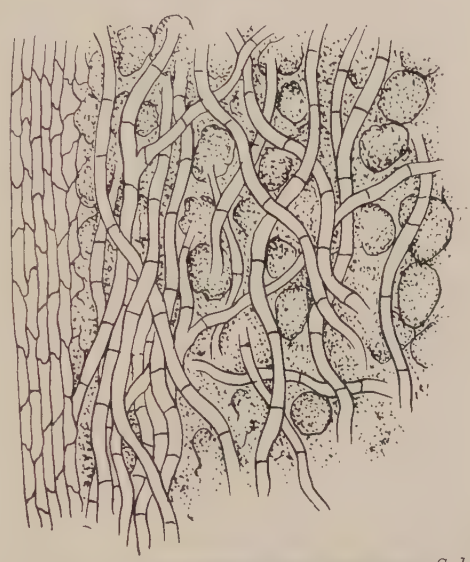


Рис. 3. Распространение мицелия *Sclerotinia Libertiana* в разрушенной паренхиме корня кок-сагыза.

щины нитей. При таком поражении мицелий встречается по всей длине пораженной части корня в виде обильных сплетений, а также склероциев различной величины и формы. На поперечных и продольных срезах через такие части корня видны только отдельные участки разрушенной ксилемы, пронизанные гифами гриба и его сплетениями различной величины и плотности. Паренхима корня полностью разрушена, а мицелий в ней представлен узлами и сплетениями гиф с частицами разрушенных клеток паренхимы (рис. 3). Местами в паренхиме обнаруживаются и склероции, покрытые сверху гифами гриба различной толщины и остатками паренхимы с нитями каучука. Гифы гриба были обнаружены и в корковой оболочке корня, но только с внутренней стороны, в месте перехода ее в паренхиму и на незначительной глубине. Толстые оболочки клеток коркового слоя корня непреодолимы для гиф гриба, а также и для бактерий, а потому даже почти сгнившие корни всегда покрыты чехлом пробки. В особенности это хорошо заметно в корнях двухлетних растений, имеющих толстую корку.

Все эти ступени поражения легко можно видеть на одном растении или на нескольких растениях в пределах одного гнезда.

Наблюдения за развитием болезни и микроскопическое исследование зараженных растений дают возможность установить способ внедрения гриба в здоровую ткань корня кок-сагыза и дальнейшего его распространения. В зараженных участках корня, в третьей и второй степени поражения, мицелий с различным его развитием находится в паренхиме и сосудах ксилемы, и его обнаружить легко даже на неокрашенных препаратах. При слабом поражении, проявляющемся в побурении ткани, гифы гриба обнаруживаются только в тех участках паренхимной ткани, клетки которой поражены и деформированы. В тех же частях паренхимной ткани, которые побурели, но еще сохраняют тургор, а клетки сохраняют форму нормального строения, гифы гриба *Sclerotinia Libertiana* очень редко удается обнаружить. По древесинной части корня гриб проходит быстрее и значительно дальше, чем по паренхимной ткани, и также вызывает побурение сосудов. В то время как в побуревших клетках паренхимы и в здоровой части корня гриба нет, в сосудах ксилемы, окруженной здоровой паренхимой, мицелий гриба имеется и обнаруживается на протяжении нескольких (2—5) сантиметров дальше здоровой части корня. От прохождения гриба сосуды изменяют окраску — из светлой в темнобурую, но так же, как и в паренхиме, мицелий гриба не доходит до светлой здоровой части сосудов и останавливается на некотором расстоянии от нее в побуревшей части (рис. 4).

Рис. 4. Тангентальный срез участка корня кок-сагыза, пораженного склеротиниозом.

Таким образом, мицелий гриба *Sclerotinia Libertiana*, вызывающий побурение и загнивание корня, в своем распространении в тканях кок-сагыза отстает от распространения зоны отмерших клеток паренхимы и сосудов, хотя в последнем случае он проникает значительно дальше по сравнению с таковым в паренхиме. В соответствии с особенностями паразитизма (факультативный сапрофит) этот гриб сначала убивает клетки растения-хозяина продуктами жизнедеятельности, а затем внедряется в них и распространяется фактически в мертвой ткани растения.

Биология возбудителя. *Sclerotinia Libertiana* Fuck. является широко распространенным паразитом корней, стеблей, соцветий

и плодов различных живых растений. Однако быстрый рост мицелия и образование склероциев на стерилизованных естественных и искусственных питательных средах в чистой культуре характеризуют его как сапрофита. Следовательно, по биологическим особенностям возбудитель склеротиниоза является факультативным сапрофитом, т. е. таким грибом, который поражает живые растения и может развиваться в сапрофитных условиях.

Склеротиниозом поражаются однолетние и двухлетние растения, но преимущественное распространение болезнь имеет на двухлетних плантациях кок-сагыза или на более старых ослабленных растениях. Заболевание кок-сагыза проявляется в течение всего вегетационного периода, но более заметно по внешним признакам ранней весной после зимовки кок-сагыза и по выходе его из периода покоя.

Для обоснования мероприятий по борьбе с заболеванием необходимо знать, какая стадия развития гриба является наиболее активной в заражении растения (первичная инфекция), как распространяется возбудитель (вторичная инфекция), где сохраняется инфекционное начало, а также внешние условия, способствующие и препятствующие развитию болезни. Лабораторные и полевые опыты, проведенные в лаборатории Кафедры низших растений Воронежского Государственного университета (ВГУ) и на полях Курской научно-исследовательской станции, освещают некоторые вопросы биологии гриба.

Для выяснения активности мицелия и склероциев в заражении корня как источника первичной инфекции в Ботаническом саду ВГУ был проведен опыт искусственного заражения (1946 г.). Заражение производилось мицелием, целыми склероциями и частями последнего, причем с повреждением и без повреждения корня. Для контроля оставались растения не зараженные, хотя и пораненные.

Для каждого варианта опыта взято было по одному рядку (длиной в 3 м) однолетних растений кок-сагыза в трехкратном повторении. Заражение производилось 15 июня чистой 25-дневной культурой гриба, выращенной на зернах овса, из которой отбирались склероции и мицелий отдельно. Инфекционное начало вносилось непосредственно на обнаженный корень, который в варианте с повреждением надрезался скальпелем. Учет результатов инфекции, представленный в табл. 1, показал способность мицелия заражать корни кок-сагыза.

Таблица 1

Активность мицелия и склероциев в заражении корня склеротиниозом

Вариант опыта	Общее количество растений в рядках	Количество заразившихся	% поражения
Заражение мицелием без поранения корня . .	63	48	75.5
То же, с поранением корня	54	46	85.1
Заражение целыми склероциями без поранения .	75	22	29.3
То же, с поранением	62	43	68.2
Заражение кусочками склероция без поранения	63	42	66.6
То же, с поранением	72	57	74.0
Контроль, без заражения, с поранением . . .	69	7	11.4
Контроль, без заражения, без поранения . . .	74	2	2.7

Наибольшую активность в заражении кок-сагыза склеротиниозом имеет мицелий, посредством которого осуществляется первичное заражение в почве, меньшая активность проявляется у склероциев. В обоих случаях заражение больше наблюдается при предварительном повреждении ткани корня, при наличии «ворот инфекции». Интенсивность поражения в варианте с кусочками склероциев объясняется тем, что частицы склероция быстрее дают мицелий, который имеет большую активность и способность распространения в почве. Первичное заражение корней кок-сагыза совершается мицелием, который сохраняется жизнеспособным на пораженном растении или же развивается из склероциев, находящихся в почве с остатками пораженных и погибших растений. В заражении кок-сагыза склеротиниозом могут принимать участие сумкоспоры, как это доказано экспериментально для других культур Лобиком, Антокольской и другими, а также опытами по заражению растений кок-сагыза. Следовательно, главным источником инфекции является почва, содержащая склероции или остатки пораженных растений с мицелиями и склероциями. Находящиеся в почве склероции являются источником заражения растений в течение всего периода роста кок-сагыза и даже в зимний период.

В сентябре 1947 г. на двух рядках каждого варианта опыта с искусственным заражением произведен учет всех растений, ушедших в зиму. Весной, 23 апреля 1948 г., когда здоровые растения начали вегетировать, а пораженные еще не успели полностью разложиться, был произведен учет перезимовавших и сохранившихся растений. Повторный учет выпадения растений в этом опыте произведен 16 июня. Динамика роста поражения растений и выпадения их дана в табл. 2.

Таблица 2

Влияние заражения *Sclerotinia Libertiana* на выпадение кок-сагыза

Вариант опыта	Количество растений по учетам			Всего выпало	
	18 IX 1947	23 IV 1948	16 VI 1948	растений	%
Семена заражены склеротинией . .	193	81	59	134	69.4
Почва заражена склеротинией . .	145	69	13	132	91.0
Контроль, без заражения	451	423	405	46	10.2

Как видно из таблицы, наибольшее выпадение растений (91.0%) наблюдалось в варианте с заражением почвы, несколько меньшее в другом варианте. Эти данные вполне согласуются с биологическими особенностями возбудителя, способного вызывать заболевание в течение всего вегетационного периода. Кроме того склероции, находящиеся в почве, повреждаются почвенными животными и развивают мицелий, вызывающий поражения растений.

За летний период некоторые крупные склероции могли развить плодовые тела (апотеции) и сумкоспорами вызвать инфекцию. В особенности сильное поражение наблюдается весной, когда растения целых гнезд погибают и на них развиваются склероции. Собранные полностью погибшие растения и частично пораженные, с признаками увядания, показали типичную картину поражения кок-сагыза склеротиниозом.

Таким образом, эти опыты и наблюдения дают основание сделать вывод, что *Sclerotinia Libertiana* Fuck. на кок-сагызе вызывает корневую белую гниль — склеротиниоз, возбудитель распространяется посредством мицелия, склероциев и сумкоспор, главным источником является почва, в которой гриб преимущественно сохраняется и где происходит первичное заражение.

2. УВЯДАНИЕ (ТРАХЕОМИКОЗ) КОК-САГЫЗА

Признаки болезни. В типичной форме это заболевание проявляется к концу цветения и плодоношения и в особенности в период ухода кок-сагыза в «летний покой». Однако на плантациях оно встре-

Рис. 5. Кок-сагыз, пораженный трахеомикозным увяданием. Внешний вид.

чается на всех фазах развития каучуконоса и проявляется в различных формах.

На молодых растениях, вступивших в фазу образования розетки, первыми признаками трахеомикоза являются покраснение и пожелтение листьев, которые затем сморщиваются, увядают и засыхают. В сухую погоду процесс увядания и отмирания молодых растений идет очень быстро и выпадение растений ускользает от наблюдения, так что получается впечатление исчезновения всходов.

На цветущих и плодоносящих растениях ранними признаками заболевания являются увядание, пожелтение и засыхание одного или нескольких нижних, самых старых листьев розетки. В дальнейшем этот процесс распространяется на другие листья и даже на цветоносы, и в конечном итоге вся розетка увядает и растение отмирает (рис. 5). В сухую погоду болезнь протекает быстро и сопровождается увяданием листьев без пожелтения. В период покоя пораженное растение по внешним признакам трудно отличить от здорового. Но здоровое растение после периода покоя восстанавливает свой нормальвый вид и жизнедеятельность, трахеомикозное же растение не возвращается к жизни и позднее загнивает.

Наконец, есть еще одна скрытая форма проявления трахеомикоза. При общем хорошем состоянии плантации отдельные растения имеют листья, концы которых покрыты красноватыми или темнокоричневыми пятнами и немного скручены. Покраснение и появление пятен в первую очередь наблюдается на самых крупных и нижних листьях розетки, все остальные имеют обычный цвет и форму (рис. 6). В таком состоянии растения могут находиться длительное время, пока их сопротивляемость к болезни не понизится под влиянием внешних условий настолько, что возбудитель перейдет в активное состояние и вызовет типичное увядание с последующей гибелью растения.

Рис. 7. Продольный разрез участка корня кок-сагыза, пораженного трахеомикозом. Видна потемневшая сердцевина.

Корневая система пораженных трахеомикозом растений в зависимости от степени поражения имеет различный вид. Корни могут оставаться обычной формы и окраски, слабо увядшими и немного потемневшими, но загнивание или спороношение на них грибов наблюдаются редко. Но достаточно сделать поперечный или косой срез через такой корень, и на срезе можно будет видеть характерные побурения сосудистых пучков. Побурение сосудов имеет место в листьях и даже в цветоносах пораженных растений. Это побурение или потемнение центральной (сосудистой) части корня является самым важным диагностическим признаком трахеомикоза (рис. 7).

Возбудители болезни. Причиной трахеомикозного увядания кок-сагыза являются два гриба (из группы Несовершенных) — *Fusarium bulbigenum* Cke. et Mass. и *Fusarium oxysporum* Schl. Они встречаются на семенах кок-сагыза, а их описание приводится ниже. Мицелий гриба находится всегда в древесинной части корня, располагаясь в водоносных сосудах лестничного строения. Стенки таких сосудов становятся бурыми или даже темными, а внутренняя полость их иногда заполнена гифами гриба. Своим присутствием и токсическим действием гриб нарушает нормальные отправления сосудистой системы, и растение, лишенное влаги и питательных веществ, вынуждено голодать, что и приводит к увяданию, пожелтению и засыханию листьев. Расположение мицелия легко видеть на поперечном срезе увядающего растения (рис. 8). Гифы тонкие, многоклеточные, ветвящиеся, распространяются как по внутренним стенкам сосудов, так и внутри полости в различных направлениях, обра-

Рис. 6. Покраснение листьев розетки кок-сагыза при поражении его трахеомикозным увяданием.

зуя переплетающиеся скопления. Мицелий из корня по сосудам передвигается в листья и даже в цветоносы, где был неоднократно зафиксирован (Черемисинов, 1939а, б).

Fusarium bulbigenum Cke. et Mass. относится к секции *Elegans* и характеризуется следующими морфологическими и культуральными признаками. Воздушный мицелий обильный, вначале пышный, позднее уплотняющийся и всегда окрашенный в розовый или различных оттенков красный цвет. В мицелии присутствуют одноклеточные овальные или яйцевидные микроконидии, собранные в головки, размером 5.5—7.0×2.5—3.5 μ. Макроконидии образуются в спородохиях и пионнотах, сравнительно удлиненные, узкие, 3—3.7 μ, с обеих сторон загнутые,

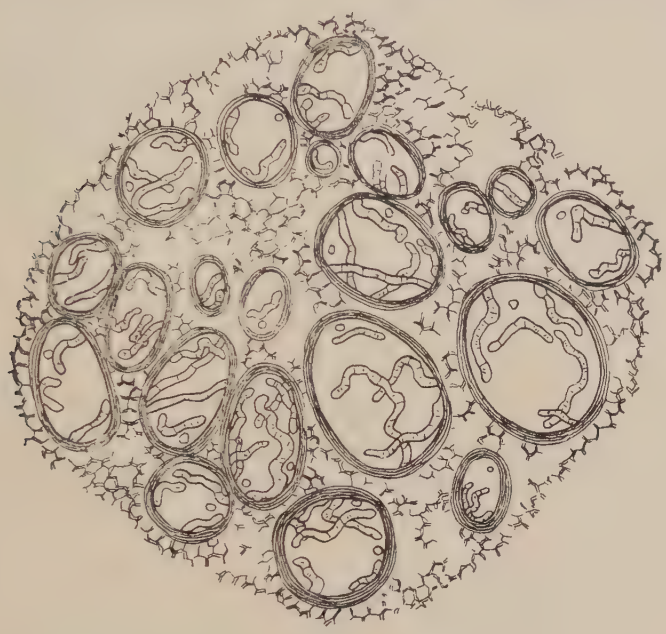


Рис. 8. Гифы гриба *Fusarium* в сосудах ксилемы корня кок-сагыза, пораженного трахеомикозом.

верхняя клетка несколько более загнута, почти клювовидная или вытянутая, ножка более или менее заметная, с 3—5 перегородками. Длина конидий с 3 перегородками 32—38×3.1—3.5 μ, с 5 перегородками 47—50×3.2—3.7 μ. (рис. 9). Хламидоспоры образуются конечные и промежуточные, без перегородок 5—13 μ, двухклеточные 12—15×6—10 μ.

Fusarium oxysporum Schlecht. принадлежит к секции *Elegans*. Мицелий хорошо развит, вначале белый, впоследствии окрашенный в фиолетово-розовый и красный цвет. В воздушном мицелии образуется масса овальных или яйцевидных микроконидий, одноклеточных или, реже, с перегородкой. Макроконидии в спородохиях, веретеновидно-серповидные, с заостренной загнутой верхней клеткой в виде клювика, без ножки или (редко) со слабо заметной ножкой, с 3—5 перегородками. Размер конидий с 3 перегородками 34×4.0 μ, с 5 перегородками 42×4.2 μ. Хламидоспоры конечные и промежуточные, одноклеточные, гладкие, с толстой оболочкой (рис. 10).

Этот гриб довольно часто встречается на семенах, а также на всходах и корнях кок-сагыза.

Вышеописанные виды *Fusarium*, являющиеся возбудителями трахеомикоза кок-сагыза, относятся к секции *Elegans*, куда входят многие виды, являющиеся возбудителями трахеомикозов ряда важнейших культур. «*Fusarium oxysporum* был выделен из почерневших сосудисто-волокнистых пучков корней увядающей сахарной свеклы в УССР» (Морочковский, 1948, стр. 133). *Fusarim oxysporum* очень часто встречается в почве, где на остатках различных питающих растений в качестве сапрофита способен сохраняться длительное время. Этот же гриб, как и *Fusarium bulbigenum*, очень часто выделяется из семян кок-сагыза. Поэтому решение вопроса об источниках инфекции и путях ее распространения на плантациях имеет большое практическое значение для борьбы с заболеванием.

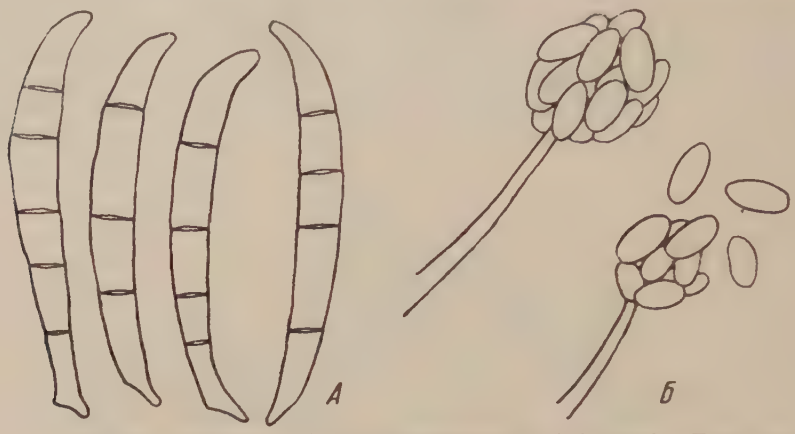


Рис. 9. Макроконидии (*А*) и микроконидии (*Б*) гриба *Fusarium bulbigenum*.

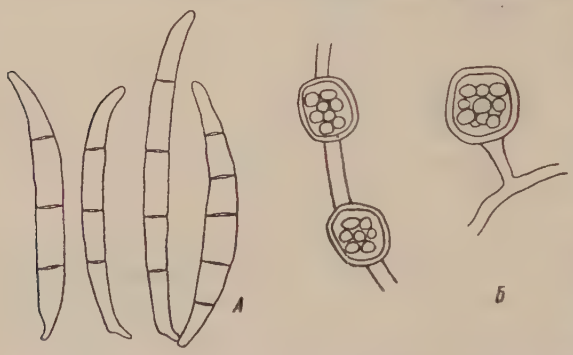


Рис. 10. Макроконидии (*А*) и хламидоспоры (*Б*) гриба *Fusarium oxysporum*.

Пути инфекции склеротиниоза и трахеомикоза. Для выяснения путей инфекции и сохранения инфекционного начала возбудителей склеротиниоза и трахеомикоза в 1947 г. были проведены опыты искусственного заражения грибами семян кок-сагыза и почвы в Ботаническом саду ВГУ (г. Воронеж) и на Курской научно-исследовательской станции.

В Ботаническом саду опыт заложен на делянках в 2×3.6 м в трехкратном повторении. Для посева использованы рядовые стратифицированные семена, норма высева 3 кг/га, посев ручной гнездовой с площадью питания 60×30 см. Заражение производилось чистой культурой *Sclerotinia Libertiana* Fuck. и *Fusarium bulbigenum* Cke. et Mass., выращенной на стерилизованных зернах овса в колбах Эрленмейера емкостью в 350 и 500 см³. 25-дневной культурой заражались семена и почва в день посева.

Семена заражались следующим образом: из колбы извлекалась культура гриба, сплетенные мицелием зерна отделялись друг от друга и осторожно подсушивались на воздухе для равномерности смешивания. Половина этого материала, в том числе и склероции, измельчалась в крошку, другая половина оставлялась неизмельченной. Подготовленный таким образом материал смешивался с определенным количеством готовых семян, затем с просеянным перегноем и высевался. На каждый вариант употреблялось по 5 колб культуры грибов.

Почва заражалась не вся сплошь, а только в лунках, приготовленных для посева. Для внесения инфекции в почву культура грибов готовилась таким же способом, но не смешивалась с перегноем. В остальном инфекция производилась по методу, описанному Наумовым (1937), примененному к частному случаю. Техника внесения инфекции в почву: первый рабочий изготовляет лунку и вносит в нее культуру гриба, второй производит посев семян, смешанных с перегноем обычным порядком, третий заделывает лунку и прикрывает ее перегноем. На каждую делянку употреблялось по 4 колбы культуры.

Посев весенний производился 10 апреля, массовые всходы отмечены 10 мая. Учет густоты насаждений и зараженности растений в опыте проведен 7 июня. Учет производился подсчетом количества растений в 10 гнездах. Затем путем суммирования и пересчета определялось среднее количество растений в 1 лунке и густота насаждения по варианту. Сводные результаты искусственного заражения семян и почвы представлены в табл. 3.

Таблица 3

Влияние заражения семян и почвы на густоту насаждения кок-сагыза

Вариант опыта	Среднее количество растений в 1 лунке по повторностям			Среднее по варианту	Густота насаждений (в тыс. на га)
	I	II	III		
Контроль	19.6	23.1	20.6	21.1	1 172.2
Семена заражены склеротинией измельченной	17.5	14.8	18.2	16.8	922.2
То же, не измельченной	13.5	16.0	17.5	15.6	866.6
То же, фузариумом измельченным	9.9	11.5	11.2	10.8	605.5
Почва заражена склеротинией измельченной	12.0	14.6	13.5	13.3	738.8
То же, не измельченной	11.3	13.6	10.9	11.9	650.0
То же, фузариумом измельченным	11.8	13.4	11.6	12.3	683.0

По густоте насаждения зараженные делянки резко выделялись по сравнению с контролем. Наименьшее количество растений было на делянках с заражением семян фузариумом и на делянках с заражением почвы цельными склероциями. В этих вариантах густота насаждения почти в два раза меньше, чем в контроле. В дальнейшем эта разница возрастала, и на зараженных делянках к концу лета оставались единичные растения.

На полях отдела агротехники Курской научно-исследовательской станции опыт с искусственным заражением семян и почвы проведен на больших делянках, но по сокращенной схеме. Подготовка культуры

грибов, семян, внесение инфекции и посев производились так же, как и в первом случае.

Опыт заложен 21 апреля семенами сорта 485 Булгакова. Всходы появились 11 мая, массовые всходы отмечены 24 мая. Учет густоты насаждения произведен 11 июня по методике предыдущего опыта. Сводные данные учета густоты насаждения в опыте даны в табл. 4.

Из этой таблицы видно, что заражение семян и почвы грибными паразитами снижает количество растений и густоту насаждения. Как

Таблица 4

Влияние заражения семян и почвы на густоту насаждения кок-сагыза

Вариант опыта	Среднее количество растений в 1 лунке по повторностям			Среднее по варианту	Густота насаждений (в тыс. на га)
	I	II	III		
Контроль	36.6	36.7	31.5	34.9	1 738.8
Семена заражены склеротинией	27.2	24.5	24.5	25.2	1 399.9
То же, фузариумом	15.9	20.4	17.1	17.8	977.7
Почва заражена склеротинией	21.0	18.7	18.4	19.3	1 071.1
То же, фузариумом	14.6	25.3	25.7	21.5	1 183.3

и в первом случае, наиболее вредоносным оказалось заражение семян фузариумом, который почти в два раза снизил количество растений. Несколько меньшее значение имеет заражение почвы склеротинией.

Осенью 1947 г. опытные растения были выкопаны и произведен учет урожая, результаты которого представлены в табл. 5.

Таблица 5

Влияние заражения семян и почвы на урожай кок-сагыза

Вариант опыта	Урожай с делянки (в кг)		Урожай сырых корней (в ц/га)
	общий	корней	
Контроль	18.3	6.7	26.4
Семена заражены склеротинией	9.0	3.8	17.6
То же, фузариумом	2.6	1.2	5.5
Почва заражена склеротинией	8.0	2.2	10.2
То же, фузариумом	9.6	1.4	6.5

Данные учета урожая подтверждают отрицательное влияние грибов на состояние растений и на их густоту насаждения в течение вегетационного периода. Если на контроле общий урожай сырых корней в пересчете на гектар составляет 26.4 центнера, то в варианте с заражением семян фузариумом получено только 5.5 центнера, т. е. почти в пять раз меньше. Результаты этих двух таблиц свидетельствуют о том, что возбудители трахеомикоза и склеротиноза передаются с семенами (фузариум)

и почвой (склеротиния), что эти заболевания с ростом растений усиливаются и снижают урожай кок-сагыза.

Таким образом, основным источником инфекции корневых гнилей является почва, где сохраняются длительное время возбудители (склеротиниоз, бактериозы). Возбудитель трахеомикоза передается с посевным материалом.

3. КРАСНАЯ ГНИЛЬ (РИЗОКТОНИОЗ)

Признаки болезни. Внешние признаки ризоктониоза или красной гнили — появление на прилегающих к почве листьях с нижней стороны вначале белого, затем слабо розового или фиолетового грибного налета. Такой налет развивается на каудексах и корнях, обволакивая их с поверхности как у отдельных растений, так и у целых гнезд. Вначале мицелий рыхлый и редкий, а позднее он увеличивается, приобретает войлочный вид и изменяет окраску от белого до слабо фиолетового (рис. 11).

Рис. 11. Кок-сагыз, пораженный ризоктониозом. Внешний вид.

Мицелий гриба обыкновенно поверхностный, легко удаляемый с корня, и только при наличии в корне трещин или других повреждений он проникает внутрь ткани, где вызывает ее побурение или покраснение. Иногда мицелий образует склероциального типа сплетения, которые проникают в ткань корня, где производят поражение его (рис. 12).

Возбудитель болезни. Возбудителем ризоктониоза кок-сагыза является гриб **Rhizoctonia violacea** Tul., встречающийся у нас главным образом в стадии бесплодной грибницы. Мицелий войлочный, коричнево-фиолетовый; иногда образует склероциального типа сплетения. Молодые гифы почти бесцветные, затем окрашиваются в розовый, до коричневато-фиолетового цвет. Воздушные гифы имеют толщину 7—10 μ, погруженные в ткань 5—7 μ.

Этот гриб поражает сахарную свеклу, морковь, люцерну, клевер, одуванчик и многие другие культурные и дикие растения. Для некоторых растений установлены биологические расы. Так, *Rhizoctonia violacea* f. *dauci* особенно вредит моркови, *Rhizoctonia violacea* f. *solani* — картофелю, *Rhizoctonia violacea* f. *betae* — свекле. Даже в пределах одного вида имеются сорта более устойчивые и есть легко поддающиеся нападению этого паразита. Возможно, что возбудитель ризоктониоза является специализированной формой, приспособившейся к развитию на нашем каучуконосе — кок-сагызе.

Распространение. На кок-сагызе ризоктониоз встречается преимущественно на двухлетних плантациях приусадебных участков и не является таким вредоносным, как другие корневые гнили. Появляется заболевание к концу лета или даже осенью, но развитие продолжается в следующем году. Однако часто весной на пораженных растениях зарубцовывается ткань и гриб отмирает. При сильном развитии болезни растения медленно развиваются и иногда загнивают.

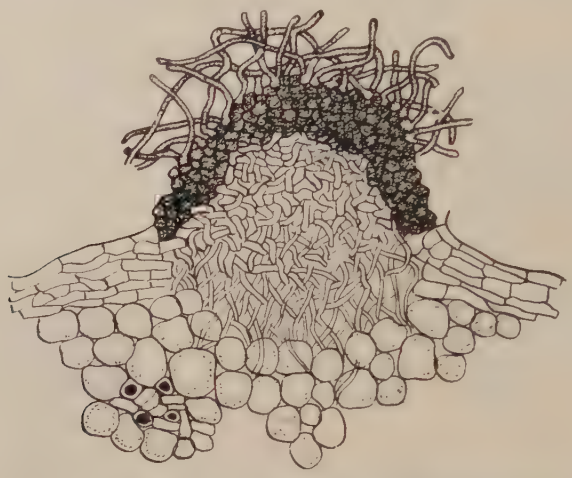


Рис. 12. Склероции и мицелий гриба *Rhizoctonia violacea* в ткани корня кок-сагыза, пораженного ризоктониозом.

4. МОКРАЯ ГНИЛЬ (БАКТЕРИОЗ)

Признаки болезни. В начальной стадии развития и по внешним признакам это заболевание имеет много общего со склеротиниозом. Пораженные растения теряют тургор, быстро увядают, и все растения засыхают. Такие растения легко выдергиваются из почвы, и на них видны тянущиеся нити каучука. Это происходит вследствие того, что пораженные корни легко обрываются при вытаскивании растения.

Корни, пораженные мокрой гнилью, размягчаются, принимают бурую окраску и разлагаются под влиянием болезни. Разложению подвергается в первую очередь паренхима, но в дальнейшем и сосудистые пучки, и впоследствии остаются только нити каучука и пробковая оболочка в виде чехла, прикрывающего гнилостную массу корня. Вся ткань корня превращается в мокрую бесформенную слизистую массу.

Иногда поражение ограничивается только корневой шейкой, которая сгнивает и розетка отрывается. В месте поражения корень утолщается, выделяет пробковый слой, и растение регенерирует, образуя новые побеги. Однако при неблагоприятных условиях корень пораженного растения сгнивает.

Возбудители болезни. Заболевание это бактериального характера, но качественный состав бактериальной флоры, встречающейся в пораженных корнях кок-сагыза, и роль каждого микроорганизма до последнего времени не установлены.

Чаще других встречается **Bacillus carotovorus** J. — факультативный аэробный микроб, вызывающий мокрую гниль моркови, картофеля, свеклы, сладкого корня (*Scorzonera hispanica* L.) и других растений. Искусственное заражение живых растений этим микробом «удается только в случае наличия повреждения покровных тканей» (Ячевский, 1935, стр. 587). Из корней кок-сагыза также выделены: **Bacterium atrofaciens** Mc. Cull., встречающийся на зернах и чешуйках колосьев пшеницы; **Bacterium aptatum** B. et J., поражающая листья сахарной свеклы и ряд других растений, например бобы, баклажаны, салат. Эта бактерия «не проникает через неповрежденную кутикулу и, повидимому, поражает ткани только через поранения или уколы насекомых» (Ячевский

Рис. 13. Корни кок-сагыза, выращенного из черенков.

1935, стр. 333). Наконец, в процессе гниения корня может участвовать целый комплекс других сапрофитных форм, которые встречаются одновременно или последовательно и приводят корень к полному разрушению.

Пути заражения. Возбудителями мокрой гнили являются различные бактерии, поражающие целый ряд культурных растений, не специфичные для кок-сагыза. По биологическим признакам это факультативные паразиты или сапрофиты, широко распространенные в почве и не способные проникать в неповрежденные органы. Тем более эти микроорганизмы не способны преодолеть плотный толстый пробковый покров корня кок-сагыза.

Поэтому путями инфекции для мокрой гнили кок-сагыза являются различные трещины в корне, образующиеся в результате неодинакового набухания и роста наружных и внутренних тканей при переменной влажности почвы, от повреждений почвенными вредителями, при небрежной обработке и т. д. Явление растрескивания корня кок-сагыза и тау-сагыза в связи с поражаемостью корневой гнилью изучал П. И. Савинский

(1938), который установил, что «диаметр корня и ветвистость его находятся в прямой корреляции с растрескиванием» (стр. 155). В свою очередь растрескивание корня как физиологический фактор выдвигается на одно из первых мест в распространении корневой гнили. В ранки, даже незаметные для простого глаза, попадают микроорганизмы, которые подавляют процесс образования защитного слоя, развиваются в благоприятных условиях и вызывают загнивание и гибель растения.

Растрескивание больше наблюдается у двухлетних растений со стержневым корнем, что, повидимому, объясняется меньшей эластичностью и слабой способностью их к заживлению ран (Кренке, 1928, стр. 158). Этим отчасти можно объяснить, почему мокрая гниль приносит большой вред двухлетним растениям, особенно перезимовавшим.

Таким образом, мокрая гниль кок-сагыза вызывается различными бактериями, которые проникают в корень через различные трещины. Болезнь эта больше поражает двухлетние растения. Однолетние и в особенности выращенные из черенков растения более устойчивы к заболеванию мокрой гнилью. Высокая агротехника выращивания кок-сагыза препятствует проявлению болезни.

5. СОСУДИСТЫЙ БАКТЕРИОЗ (ТРАХЕОБАКТЕРИОЗ)

Признаки болезни. Помимо грибного увядания на кок-сагызе встречается бактериальное увядание, которое называется сосудистым бактериозом, или трахеобактериозом. Внешние признаки заболевания, увядание розетки и побурение сосудистой системы, видимые на срезах корня пораженных растений, сходны с грибным увяданием. Но только здесь на срезах корня при сильном поражении его центрального цилиндра бывает заметна капля слабо окрашенной жидкости, выделяющаяся из пораженной части при сдавливании корня. Этого выделения на срезах трахеомикозного растения не бывает. Выделение капли окрашенной жидкости на пораженных корнях является важным диагностическим признаком бактериального увядания кок-сагыза и указывает на то, что разрушение сосудистой системы корня в данном случае мокрое, в отличие от сухого при трахеомикозе.

Микроскопическая картина корня, пораженного сосудистым бактериозом, резко отличается от такового при трахеомикозном поражении. Вместо гиф мицелия, хорошо видимых при трахеомикозе, здесь «в полости спиральных и кольчатых сосудов находятся бактериальные зооглеи, закупоривающие просвет сосудистых трубок» (Калиненко, 1940, стр. 293). Количество бактериальных зооглей и в связи с этим окраска центрального цилиндра корня неодинаковы на всем его протяжении и разветвлениях. Наиболее резко выражен процесс заболевания в области корневой шейки, где пораженная часть коричневая или темнокоричневая, по мере удаления вглубь по корню и в боковые его разветвления окраска сосудов слабеет и заболевание может быть не обнаружено. В связи с постепенным распространением инфекции по корню и разрушением корневой системы заболевание характеризуется медленным хроническим течением.

Возбудители болезни. Возбудителями трахеобактериозного увядания кок-сагыза являются различные бактерии, выделенные из пораженных корней. По данным Калиненко (1940), изучавшего это заболевание, бактерии, поражающие корни кок-сагыза, не принадлежат к одному виду; им выделены следующие виды: *Bacterium sepedonicum*,

Bacillus phytophtorus, *Bacterium atrofaciens*, *Bacterium aptatum*, *Bacterium necrosis* и др. *Bacterium sepedonicum* Sp. et K. вызывает кольцевую гниль картофеля, а также поражает ряд других растений (томаты, горох, фасоль). «Первоначальное заражение имеет место через случайные поранения. . . Перезимовка без потери вирулентности имеет место как в засохшей ботве и в клубнях, так и в почве» (Ячевский, 1935, стр. 564). *Bacillus phytophtorus* App. является наиболее распространенным возбудителем черной ножки картофеля. Бактерия проникает в растение через чечевички клубней, через трещины кожицы и механические повреждения подземных и приземных частей.

Распространение. Сосудистый бактериоз имеет почти повсеместное распространение. Однако точных данных о потерях от этого заболевания не имеется. Поражаются больше двухлетние растения, на почвах заболоченных и на участках с плохой обработкой почвы. На почвах с разными предшественниками болезнь имеет различное распространение.

6. МЕРЫ БОРЬБЫ С БОЛЕЗНЯМИ КОК-САГЫЗА

Меры борьбы с болезнями кок-сагыза могут быть лечебными и профилактическими. Первая группа мероприятий направлена против возбудителя болезни и ставит своей целью уничтожение или ослабление его деятельности, вторая — на то, чтобы растения были поставлены при выращивании в такие условия, при которых они становятся менее восприимчивыми к болезням. Условия эти создаются хорошей агротехникой, которая дает возможность нам «с наименьшей затратой человеческих сил защищать урожай как от вредителей, так и от болезней» (Лысенко, 1948, стр. 531).

Корневые болезни, в отличие от многих болезней семян, приводят к гибели всего организма. Поэтому наиболее надежной и универсальной мерой борьбы с болезнями кок-сагыза является выведение устойчивых к болезням сортов кок-сагыза.

На значение селекции как радикального средства борьбы с болезнями растений неоднократно указывал И. В. Мичурин. На основе многолетнего опыта он пришел к выводу, что селекция является могучим рычагом к поднятию урожайности полей и защиты сельскохозяйственных растений от болезней и вредителей.

Селекция и агротехника в деле борьбы с болезнями имеют то преимущество перед химическими средствами, что они действительны не против одной какой-либо болезни, а против многих болезней и даже вредителей.

Это особенно относится к кок-сагызу как новой сельскохозяйственной культуре. Изучение сортовой устойчивости показало (Черемисинов, 1949), что поражаемость сортов и различных образцов корневыми гнилями неодинакова (табл. 6).

Данные таблицы показывают, что наибольшей устойчивостью к корневым заболеваниям отличаются: сорт 485, выведенный Булгаковым, а также перспективные образцы Курской научно-исследовательской станции. По сравнению с ними наибольшую поражаемость от корневых болезней показывает рядовой, не сортовой кок-сагыз КСХ.

Если учесть, что фитопатологическая оценка некоторых сортов совпадает с оценкой их по урожайности, содержанию каучука и другим признакам, то внедрение в практику таких устойчивых сортов будет самой

перспективной мерой борьбы с болезнями кок-сагыза. Это мероприятие, не требующее затрат на защиту растений, перспективно еще и потому, что оно является универсальным сразу против нескольких болезней.

В этом отношении огромное значение имеют сорта, приспособленные к данным местным условиям. Наблюдения за ходом роста и развитием кок-сагыза, посеянного семенами из разных мест, устанавливают, что общая полевая всхожесть семян перспективных образцов, приспособленных к местным условиям, вдвое выше. Такую же картину наблюдаем с выпадением и самоизреживанием растений кок-сагыза. Растения, выращиваемые из образцов, приспособленных к местным условиям, отличаются значительно меньшим выпадением, чем растения, посеянные семенами из других мест. В силу этого вся работа по селекции и семеноводству кок-сагыза должна быть направлена к выведению сортов, приспособленных к местным условиям и устойчивых в этих условиях к заболеваниям.

С этим связана также поражаемость растений кок-сагыза различными заболеваниями в зависимости от возраста. Выше было показано, что двухлетние растения более подвержены заболеваниям и очень сильно выпадают по сравнению с однолетними. Более того, кок-сагыз в двухлетнем возрасте поражается больше корневыми гнилями, от которых он гибнет.

Высокая агротехника является могучим средством, повышающим болезнеустойчивость кок-сагыза и предупреждающим появление и развитие болезней.

Остановимся на некоторых агротехнических мероприятиях, обязательное и своевременное проведение которых снизит выпадение растений от болезней.

Очень большое профилактическое значение имеет обработка почвы. Возбудитель белой гнили сохраняется в верхних слоях почвы в форме склероциев, которые весной прорастают и аскоспорами вызывают снова заболевание кок-сагыза. Но эти же склероции не прорастут, если будут находиться в почве на глубине, превышающей 10 см. Поэтому глубокая вспашка поля, в результате которой все склероции заделываются на большую глубину (не меньше 25—27 см) и не прорастают, может быть мероприятием против корневой гнили (склеротиниоза). В течение последующих за этой вспашкой 3—4 вегетационных периодов поле должно пахаться на глубину не менее 20 см для того, чтобы избежать выноса склероциев, глубоко заделанных при первой вспашке.

Таблица 6

Сравнительная поражаемость сортов кок-сагыза корневыми гнилями

Наименование сорта и образца	Выпало растений (в %)	В том числе	
		от увядания	от корневой гнили
485 Булгакова	14.7	8.8	5.9
666 Курская НИС	18.7	8.7	8.7
1533 » »	21.0	9.2	7.9
Рядовой КСХ	32.0	13.1	11.8

Многократное глубокое рыхление почвы культиватором КОК-С, обеспечивающее аэрацию корня, способствует повышению болезнеустойчивости кок-сагыза. Такие постепенно углубляющиеся междурядные рыхления для однолетних растений кок-сагыза должны повторяться до 5—6 раз.

На увеличение сопротивляемости кок-сагыза заболеваниям большое влияние оказывают удобрения. Прежде всего, удобрение обеспечивает более дружные всходы, более быстрый рост растений и дает возможность быстро преодолеть тот критический период медленного роста кок-сагыза, когда он особенно поражается болезнями и вредителями. Быстрое развитие растений позволяет кок-сагызу «уходить» от болезней даже после проникновения возбудителей в корни. Если же заболевание появляется, то оно сильно запаздывает в развитии и не причиняет большого вреда. На ранних фазах развития кок-сагыза особенно благоприятствует болезнеустойчивости ранняя подкормка азотными удобрениями.

Следующим агротехническим мероприятием, имеющим важное значение в борьбе с болезнями кок-сагыза на плантации, является повышение качества посевного материала. Фитопатологические исследования семян показали, что семена кок-сагыза, собранные с однолетних растений, отличаются меньшей зараженностью и большей всхожестью, по сравнению с семенами двухлетних растений. Кроме того, семена с большим абсолютным весом дают более ранние и дружные всходы, а в связи с этим более устойчивые к болезням. Качество семян сказывается не только на всходах, а также и на дальнейшем росте растений. На одном опыте с фракциями крупных и мелких семян, отобранными ручным способом с однолетних и двухлетних растений, проведен учет поражаемости растений ржавчиной и увяданием. Поражение ржавчиной учитывалось общее и по баллам, а увядание — по общему поражению.

Результаты учета представлены в табл. 7.

Таблица 7

Влияние качества семян на поражаемость кок-сагыза

№№ вариантов	Величина семян и возраст растений	Среднее поражение ржавчиной	В том числе по баллам				Среднее поражение увяданием
			1	2	3	4	
1—13	Семена крупные, с двухлетних растений . .	98.2	48.8	27.2	19.2	3.0	6.6
2—14	Семена мелкие, с двухлетних растений . .	100.0	36.1	36.3	17.5	10.1	18.2
3—15	Семена крупные с однолетних растений .	95.1	65.5	21.4	8.2	—	2.4
4—16	Семена мелкие с однолетних растений . .	97.6	53.3	30.6	11.2	2.5	13.1

Данные этой таблицы свидетельствуют о том, что из крупных семян вырастают растения, более устойчивые к таким заболеваниям, как ржав-

чина и трахеомикоз. Мелкие семена дают растения, сильнее поражаемые ржавчиной, а поражение трахеомикозом в 2—5 раз превышает поражение растений из крупных семян. Эти данные указывают на необходимость при обработке семян отделять и удалять мелкие недоброкачественные семена, а посев производить только крупными высококачественными семенами.

Вместе с тем, данные этой таблицы еще раз подтверждают преимущество выращивания кок-сагыза как однолетней культуры.

На послеуборочных остатках кок-сагыза развиваются различные болезни и накопляются вредители. На корнях, пораженных склеротинией, обычно оставляемых в местах обрезки листьев, сохраняются склероции, служащие в дальнейшем источником заражения других растений. Поэтому обязательным агротехническим мероприятием является тщательный сбор всех остатков после уборки урожая с поля и уничтожение их.

ВЫВОДЫ

1. Наиболее вредоносными и распространенными корневыми заболеваниями кок-сагыза являются белая корневая гниль, или склеротиниоз, и узядание, или трахеомикоз. Эти болезни вызывают изреживание растений и снижают урожай кок-сагыза.

2. Возбудитель склеротиниоза *Sclerotinia Libertiana* Fuck. может длительное время сохраняться в форме склероция в почве, которая является преимущественно источником инфекции.

3. Возбудитель трахеомикоза кок-сагыза *Fusarium bulbigenum* Cke. et Mass. передается главным образом с семенами, на поверхности и внутри которых в форме конидий и жизнеспособного мицелия может длительное время сохраняться и служить источником инфекции растений. Почва для сохранения и заражения трахеомикозом имеет меньшее значение.

4. Заражение кок-сагыза склеротиниозом может происходить в течение всего вегетационного периода, но особенно активно проявляется весной после перезимовки растений. Снижение зимостойкости растений имеет место при поражении трахеомикозом.

5. Культивирование устойчивых к болезням сортов кок-сагыза — сорта 485, выведенного С. В. Булгаковым, и образцов 666 и 1533, выведенных Курской научно-исследовательской станцией, — является могучим средством борьбы с болезнями.

6. Так как двухлетние растения кок-сагыза более подвержены заболеваниям и больше выпадают по сравнению с однолетними, следует считать целесообразным селектировать кок-сагыз как однолетнюю культуру.

7. В целях предупреждения появления корневых гнилей кок-сагыза нужно избегать посевов его на глинистых и суглинистых, плохо дренируемых почвах. Лучшими участками являются пойменные с легкими наносными почвами, окультуренные торфянники, приусадебные участки.

8. Для предотвращения прорастания склероциев и образования спороношения возбудителя склеротиниоза следует применять глубокую осеннюю вспашку на 25—27 см плугом с предплужником.

9. Многократное (до 5—6 раз) глубокое рыхление почвы культиватором КОК-С способствует повышению болезнеустойчивости кок-сагыза и снижает выпад от корневой гнили.

10. Фосфорнокислые и калийные удобрения повышают устойчивость кок-сагыза к корневым заболеваниям, снижая последние по сравнению с неудобренными участками на 30—50%.

11. Семена большего абсолютного веса дают дружные всходы и растения, более устойчивые к болезням. Более устойчивые растения получаются из семян, собранных с однолетних растений.

12. Следует избегать посева кок-сагыза по таким предшественникам, как подсолнечник, морковь, свекла, табак, если в посевах этих культур были распространены заболевания склеротиниозом. Лучшим предшественником для кок-сагыза является черный пар.

13. Необходим тщательный сбор и уничтожение послеуборочных остатков листьев, загнивших корней, пустых корзинок, так как на них сохраняются, перезимовывают и в дальнейшем служат для заражения возбудители различных болезней.

Следовательно, высокая агротехника возделывания кок-сагыза способствует повышению болезнеустойчивости, снижению выпада растений и повышению урожайности.

ЛИТЕРАТУРА

Алимбекова М. Г. Выявление видового состава болезней кок-сагыза. Итоги н.-и. работы Горьковской областной опытн. станции за 10 лет. ОГИЗ, 1948.

Алтухов и др. Агротехника кок-сагыза. ОГИЗ, 1944.

Антокольская М. П. О расах Scl. Libertiana Fuck. на подсолнечнике и на других растениях. Тр. по защ. раст., т. V, вып. 1, 1932.

Борисевич Г. Ф. Материалы к микрофлоре кагатной гнили сахарной свеклы. Сб. «Хранение свеклы», 1931.

Вердеревский Д. Виды Sclerotinia, вызывающие кагатную гниль сахарной свеклы. Науков. зап. у цукров. пром., кн. XVI—XVII, 1932.

Дорожкин Н. А. Грибные заболевания кок-сагыза в Белорусской ССР. Зап. Белорусск. Гос. унив., вып. 7, 1948.

Дунин М. С. Болезни топинамбура и меры борьбы с ними. Сб. «Болезни и вредители топинамбура», 1935.

Калиненко В. О. Бактериоз сосудов кенлемы кок-сагыза. Микробиология, т. IX, вып. 3, 1940.

Клечетов А. Н. Протравливание семян каучуконосов препаратами мышьяка. Сб. «Вредители и болезни каучуконосных растений», 1938.

Кренке Н. П. Хирургия растений. Изд. «Нов. деревня», 1928.

Лобик А. И. «Прель» подсолнечника, вызываемая грибком Scl. Libertiana. Изв. Терской окр. ст. защ. раст., № 3—4, 1926.

Лысенко Т. Д. За развитие сырьевой базы натурального каучука. Газета «Правда», 1945.

Лысенко Т. Д. Агробиология. 4-е изд., 1948.

Мичурин И. В. Первые шаги по оздоровлению ассортиментов плодовых растений в наших садах путем селекции при выводке новых сортов. Соч. т. I, 1948а.

Мичурин И. В. Селекция — рычаг в получении растений иммунных (устойчивых) против болезней и вредителей. Избр. соч., 1948б.

Морочковский С. Ф. Грибная флора кагатной гнили сахарной свеклы. Пищепромиздат, 1948.

Мынбаев К. Кок-сагыз. Изд. Каз. ГИЗ, 1946.

Наумов Н. А. Методы микологических и фитопатологических исследований. СХГИЗ, 1937.

Писарькова М. А. Выявление и отбор наиболее хозяйственно ценных форм кок-сагыза. Сб. «Сельскохозяйственное освоение болот», 1941.

Савинский П. И. Корневая гниль и увядание тау-сагыза и кок-сагыза. Сб. «Вредители и болезни каучуконосных растений», 1938.

Сокович Н. А. Борьба с корневой гнилью кок-сагыза на болотах. Сб. «Сельскохозяйственное освоение болот», 1941.

Тихов Л. В. Культура каучуконосов в Горьковской области. Тр. Горьк. с.-х. инст., т. II, 1939.

Цешковский Н. А. Кок-сагыз. Изд. Орловск. обкома ВКП(б), 1939.
Черемисинов Н. А. Микофлора каучуконоса кок-сагыза. Сб. «XX лет ВГУ», 1939а.
Черемисинов Н. А. Микозы тау-сагыза. Тр. ВГУ, т. XI, вып. 1, 1939б.
Черемисинов Н. А. Болезни каучуконосов. Научн. конфер. по изуч. произв. сил Воронежской обл. (тезисы), 1940.
Черемисинов Н. А. Устойчивость сортов и образцов кок-сагыза к заболеваниям. Бюлл. Воронежск. общ. естествоисп., т. V, 1949.
Шквар Я. Я. Высокий урожай кок-сагыза. ОГИЗ, Сельхозгиз, 1948.
Ячевский А. А. Грибные и бактериальные болезни клевера. 1916.
Ячевский А. А. Бактериозы растений. ОГИЗ, 1935.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

К. С. СЕРГЕЕВА

РЖАВЧИНА КЛЕВЕРА И ЛЮЦЕРНЫ

Культура клевера и люцерны занимает одно из важных мест в сельском хозяйстве. Эти культуры не только являются ценнейшими кормовыми растениями, но также играют огромную роль в процессе восстановления и повышения плодородия почвы при травопольном севообороте. Однако как клевер, так и люцерна сильно страдают от болезней, вызываемых паразитическими грибами, среди которых особого внимания заслуживают ржавчинные. Вред, приносимый этими грибами, чрезвычайно велик. На пораженных ржавчиной участках сильно снижается количество и качество сена и семян, а в годы, особенно благоприятные для развития ржавчины, бывает полная потеря урожая (Уткин, 1924; Трусова, 1933; Кособуцкий, 1934; Лопатин, 1938; Боевский, 1948). Питательные свойства сена тоже сильно ухудшаются, главным образом за счет потери азота (Новиков, 1937; Уткин, 1924).

Уменьшение зеленой массы у пораженных растений, в свою очередь, приводит к ослаблению развития корней, что, в сочетании с резким снижением содержания азота, несомненно ослабляет и ту положительную роль, которую играют люцерна и клевер в севообороте, обогащая почву азотом и способствуя восстановлению ее структуры.

Ржавчинных грибов, паразитирующих на клевере и люцерне, известно десять видов, все они принадлежат к роду *Uromyces*. Из них семь — *Ur. fallens* (Desm.) Kern, *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro, *Ur. flectens* Lagerh., *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots., *Ur. trifolii-hybridi* Paul, *Ur. minor* Schröt. и *Ur. elegans* (Berk et Curt.) Lagerh. — являются однохозяйными и паразитируют только на клеверах. Вид *Ur. striatus* Schröt. является разнохозяйным и паразитирует в стадии уредо и телейто на видах люцерны и клевера, а в эцидиальной стадии — на видах молочая. Цикл развития двух других видов — *Ur. Magnusii* Kleb. и *Ur. Jaapianus* Kleb. — полностью не изучен. Эцидиальные стадии этих видов не известны. Первый из них в стадиях уредо и телейто, повидимому, встречается как на видах люцерны, так и на видах клевера; второй — на видах клевера.

Однако вопрос специализации этих двух видов тоже не совсем ясен и требует дальнейшего уточнения.

В СССР отмечены все упомянутые виды, кроме *Ur. elegans*.

Лучше других изучены, как этого и следовало ожидать, ржавчины *Ur. fallens* на красном клевере и *Ur. striatus* — на посевной люцерне. Меньше данных имеется по видам *Ur. trifolii-repentis*, *Ur. flectens*, *Ur. nerviphillus*, *Ur. trifolii-hybridi*, еще меньше изучена *Ur. minor*, а в отно-

шении *Ur. Magnusii*, *Ur. Jaapianus* и *Ur. elegans* имеются только диагностические описания. Однако необходимо отметить, что, хотя по видам *Ur. fallens* и *Ur. striatus* в литературе более или менее освещены вопросы биологии, вредоносности и меры борьбы, все же и эти виды в общем изучены недостаточно.

Для удобства изложения и во избежание повторений подробно литературные данные приводятся при описании отдельно каждого вида.

Принимая во внимание большую вредоносность ржавчинных грибов, паразитирующих на люцерне и клевере, и учитывая, что для выработки эффективных мер борьбы с ними необходимо четко представлять себе их биологию, мы предприняли работу по дальнейшему изучению некоторых вопросов биологии, главным образом перезимовки и специализации видов *Ur. fallens*, *Ur. flectens* и отчасти *Ur. trifolii-hybridi*, а также по критическому пересмотру всех видов ржавчин, паразитирующих на клеверах и люцернах.

В процессе этой работы, помимо литературных данных, нами был изучен материал по ржавчинам клевера и люцерны, имеющийся в гербарии Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), в гербарии Всесоюзного Института защиты растений и в гербарии Кафедры ботаники Ленинградского Государственного университета им. А. А. Жданова. Опыты по изучению биологии вышеуказанных видов ржавчин были проведены на микологическом участке и в лаборатории Отдела споровых растений БИН АН СССР в течение 1938, 1939, 1940 и отчасти 1941 гг. Полученные результаты приводятся ниже при описании отдельных видов ржавчин. Номенклатура видов клевера и люцерны, распространенных в СССР, дана по XI тому «Флоры СССР», 1945 (Бобров Е. Г., Гроссгейм А. А.).

В работе вид *T. pratense* приводится в широком смысле, как вид Линнея, но вид *T. fontanum*, выделенный из *T. pratense* Е. Г. Бобровым для альпийской области Главного Кавказского хребта, нами принимается и упоминается далее под этим наименованием.

Программа и методика наших опытов по изучению специализации вышеуказанных видов ржавчин, во избежание повторения, как общие для всех случаев излагаются в данном разделе, а методика опытов по другим вопросам биологии, специфичная для каждого вида, приведена при описании этих видов ржавчин.

Специализацию ржавчин *Ur. fallens*, *Ur. flectens* и *Ur. trifolii-hybridi* мы стремились изучить на возможно большем количестве видов клевера. Учитывая наличие дифференциации внутри видов клевера и видов ржавчины, мы старались для опытов получить семена клевера и споры ржавчин по возможности из различных географических точек. Культурный красный клевер, кроме того, был представлен в опытах различными местными и селекционными сортами. В дальнейшем для краткости изложения растения одного и того же вида клевера, но выращенные из семян разного географического происхождения, а также споры ржавчины одного и того же вида, собранные в разных географических пунктах, будем называть образцами.

Образцы ржавчин для опытов частью были собраны мною лично, а частью получены от микологов З. С. Чернецкой, Е. И. Шумиленко и И. Е. Брежнева.

Семена видов клевера были получены от различных научных учреждений, главным образом из Ботанических садов Советского Союза. Семена различных сортов красного клевера получены из Всесоюзного Института растениеводства.

По причине отсутствия семян некоторые виды клевера, интересные в отношении изучения специализации, в опытах не могли быть представлены. По той же причине некоторые из видов клевера не могли быть представлены несколькими образцами. К сожалению, мы не располагали данными по истории полученного семенного материала ни в отношении продолжительности времени культивирования какого-либо вида в данной местности, ни точными сведениями о месте обитания растений, с которых были собраны семена.

В 1938 г. опыты проводились в оранжерее, но оказалось, что клевера очень плохо переносят оранжерейные условия. Поэтому в последующие годы опыты проводились на микологическом участке, на открытом воздухе, а в оранжерее производилась только предварительная подготовка сеянцев.

Все исследуемые виды клевера выращивались из семян. Семена высевались в садовых горшках размером 18×18 см, в которых после прореживания оставлялось по 3—5 равномерно развитых растения, в зависимости от вида клевера. Состав земли во всех горшках был одинаков.

Количество подопытных растений, как правило, равнялось 15, иногда, в виде исключения, меньше, в зависимости от наличия взошедших растений (см. стр. 122, 151). Искусственное заражение растений начиналось, когда растеньица клевера успевали развить по 6—8 и более листочков (в зависимости от вида клевера). Ввиду большого количества растений в опытах и разного темпа развития сеянцев различных видов клевера заражение растений проводилось не в один день. В первую очередь заражались более быстро развивающиеся однолетние виды, а затем многолетние. Однако всегда растения одного вида клевера, выращенные из всех имеющихся образцов семян, всеми образцами ржавчины заражались одновременно, с тем чтобы можно было сравнить как поражаемость растений одного и того же вида клевера, выращенных из семян разного происхождения, так и активность разных образцов ржавчины.

Для заражения растений в опытах с *Ur. fallens* и *Ur. trifolii-hybridi* были применены уредоспоры, а в опытах с *Ur. flectens* — телейтоспоры (других спороношений у этого вида, как известно, не имеется).

Заражение растений производилось путем нанесения скальпелем спор гриба на нижнюю сторону предварительно увлажненных самых молодых, но хорошо развернувшихся листьев (на один—четыре листа каждого растения, в зависимости от вида клевера). После нанесения спор заражаемые растения еще раз слегка увлажнялись из пульверизатора и помещались во влажную камеру, где выдерживались при заражении *Ur. fallens* и *Ur. trifolii-hybridi* 48 часов, а при заражении медленно прорастающими спорами *Ur. flectens* (см. стр. 149) — 6 суток. По мере надобности фильтровальная бумага и подстилочный песок в камерах повторно увлажнялись.

Чтобы избежать естественного заражения ржавчиной, подопытные растения в течение двух недель до искусственного заражения выдерживались под изоляторами.

После произведенного искусственного заражения растения из влажной камеры переносились вновь под изоляторы, где и оставались в течение всего периода опытов. Изоляторы представляли собой ящик без дна, размером в 1 м^3, верхняя сторона которого застеклена, а все боковые стороны плотно обтянуты частой марлей. В таких изоляторах растениям создавались условия, близкие к природным.

Учет искусственного заражения производился вскоре после вскрытия пустул. В опытах учитывалось число заразившихся растений из числа подопытных и степень заражения каждого растения.

Для оценки степени поражения растений в опытах была принята пятибалльная шкала (см. стр. 122, 151), уже применявшаяся другими авторами, что позволяло полученные нами результаты сравнить с некоторыми уже имевшимися данными.

Необходимо отметить, что на пластинках листьев очень часто можно было наблюдать спороношения, которые нельзя было отнести ни к одному определенному баллу шкалы, так как наряду с преобладающим типом кучек к ним примешивались в небольшом количестве кучки другого размера. В таком случае оценка поражаемости производилась только по преобладающему типу кучек.

Результаты опытов излагаются в табл. 2 и 3.

В опытах 1938 г., поскольку растения плохо переносили оранжерейные условия, учет степени поражения растений не производился. По этой же причине из этих опытов приводятся только положительные результаты, отмеченные в таблицах знаком +.

Во избежание искажения результатов опытов большое внимание было уделено точности определения видов клевера. В этом нам оказал ценную помощь профессор БИН АН СССР Е. Г. Бобров, которому считаем долгом принести искреннюю благодарность.

При выполнении работы нам приходилось пользоваться советами и указаниями профессоров БИН АН СССР ныне покойных В. А. Траншеля и Н. И. Васильевского, помощь которых отмечаем с чувством глубокой признательности. Выражаем также большую благодарность члену-корреспонденту АН СССР проф. Н. А. Наумову и проф. В. Ф. Купревичу за просмотр настоящей рукописи и сделанные при этом ценные указания.

ТАБЛИЦА ДЛЯ РАСПОЗНАВАНИЯ ВИДОВ РЖАВЧИН, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ НА КЛЕВЕРЕ И ЛЮЦЕРНЕ

А. Оболочка телейтоспор гладкая или с немногими малозаметными, стоящими отдельно или собранными в ряды мелкими бородавочками. Весь цикл развития протекает на одном и том же виде клевера (однохозяйные виды).

I. Цикл развития полный.

1. Уредо- и телейтокучки довольно мелкие. Развитие эцидиев и телейтокучек не повторяется в течение вегетационного периода.

   а. Уредоспоры с 4—7 ростковыми порами. Телейтоспоры 21—27×18—21 μ . . . . . **Ur. fallens** (Desm.) Kern

   б. Уредоспоры с 2—4 ростковыми порами. Телейтоспоры 24—30×18—22 μ . . . . . **Ur. trifolii-hybridi** Paul.

2. Кучки уредо- и телейтоспор мелкие. Развитие всех стадий повторяется в течение вегетационного периода.

   Уредоспоры с 2—4 ростковыми порами. Телейтоспоры 21—27×18—21 μ . . . . . **Ur. trifolii-repentis** (Cast.) Liro

II. Цикл развития неполный

1. Имеются эцидии и телейтокучки. Спермогонии найдены только у *Ur. nerviphilus*. Телейтокучки крупные, часто развиваются на одном мицелии с эцидиями. Развитие имеющихся стадий повторяется в течение вегетационного периода.

а. Телейтоспоры крупные, 21—30×18—21 μ, оболочка желто-коричневая, около 1.5 μ толщиной . . . . . **Ur. nerviphilus** (Grogn.) Hots.

б. Телейтоспоры мелкие, 17—23×15—19 μ. Оболочка темно-коричневая, около 2 μ толщиной . . . **Ur. minor** Schröt.

2. Имеются только телейтокучки, развитие которых повторяется в течение вегетационного периода. Телейтокучки очень крупные, преимущественно на главных жилках и черешках листьев, под влиянием гриба последние сильно изгибаются. Телейтоспоры 23—30×18—21 μ . . . . . **Ur. flectens** Lagerh.

Б. Оболочка телейтоспор покрыта заостренными зубчиками, соединенными в продольные полоски. Весь цикл развития протекает на одном и том же виде клевера (однохозяйный вид). Цикл развития неполный. Имеются эцидии и телейтокучки. Уредоспоры случайно в кучках телейтоспор. Развитие всех стадий, повидимому, повторяется в течение вегетационного периода. Уредоспоры с 3—4 ростковыми порами. Телейтоспоры 24—28×16—20 μ . . . . . **Ur. elegans** (Berk. et Curt.) Lagerh.

В. Оболочка телейтоспор покрыта нежными короткими или более длинными извилистыми продольными полосками. Спермогонии и эцидии на видах молочая. Уредо- и телейтокучки на видах люцерны и клевера (разнохозяйный вид). Уредо- и телейтокучки довольно мелкие. Развитие эцидиев и телейтокучек не повторяется в течение вегетационного периода. Уредоспоры с 4 ростковыми порами. Телейтоспоры 18—28×15—19 μ . . . . . **Ur. striatus** Schröt.

Г. Оболочка телейтоспор по всей поверхности равномерно покрыта округлыми бородавками. Эцидии не известны. Уредо- и телейтокучки довольно мелкие.

I. Бородавки нежные. Уредо- и телейтокучки на видах люцерны, предположительно также на клевере. Уредоспоры с 4—6 ростковыми порами. Телейтоспоры 20—25×18—21 μ. Оболочка темно-коричневая, 3—3.5 μ толщиной . . . . . **Ur. Magnusii** Kleb.

II. Бородавки грубоватые. Уредо- и телейтокучки на видах клевера. Уредоспоры с 4—6 ростковыми порами. Телейтоспоры 18—24×18—21 μ. Оболочка темнокоричневая, 2—2.5 μ толщиной . . . . . **Ur. Jaapianus** Kleb.

Uromyces fallens (Desm.) Kern.

Kern, Phytopathology, 1, 1911, p. 3; Hoffer, Proceed. Ind. Acad. of Sc., 1916, p. 325; Траншель, Обзор ржавч. грибов СССР, 1939, стр. 251.

Syn. *Uredo fallens* Desmazierés, Ann. Sc. Nat., sér. 3, vol. 3—4, 1845, p. 357. — *Trichobasis fallens* Cocke, The Journ. of Botany, IV, 1866, p. 105. — *Puccinia fallens* Cocke Handbook of Brit. Fungi, 1871, p. 508 (p. p.). — *Uromyces apiculatus* (Lk.) Lév., Schröter, Abhandl. d. Schles. Gesellsch., 1869/72, p. 8 (p. p.). — *Ur. Trifolii* (Alb. et Schw.) Winter in Rabenh. Krypt.-Fl., 1, 1884, p. 159 (p. p.). — *Ur. Trifolii* (Hedw. f.) Lév. non sensu Hedwig Fung. ined. t. 18 in de Candolle, Fl. Fr., II, 1805, p. 225, sub *Puccinia trifolii*: Sydow, Monogr., II, 1910, p. 132 (p. p.); Klebahn, Krypt.-Fl. M. Brand., Va, 1914, p. 224; Kobel, Centralbl. f. Bakt., 2, 52, 1921, p. 217; Davis, Mycologia, XIV, 5, 1924, p. 218. — *Nigredo fallens Arthur*, N. Amer. Fl., VII, 1912, p. 254. — *Uromyces trifolii fallens* (Desm.) Arthur, Manual, 1934, p. 305.

Exs. Бухгольц, Гербарий русских грибов, № 61, sub *Uromyces Trifolii* (Hedv.) Lév.; Jaczewski, Komarov, Transchel, Fungi Rossiae exs.,

№ 2629, sub *Ur. Trifolii* (Hedw.) Lév.; Briosi e Cavara, Fungi paras. del. pian. colt. od utili, № 29, sub *Ur. Trifolii* (Alb. et Schw.) Wint.; Schneider, Herbarum schles. Pilze, № 382, sub *Ur. apiculatus* (Lk.) Lév. f. *Trifolii*; Petrak, Flora Bohem. et Morav. exs., № 438, sub *Ur. Trifolii* (Hedw. fil.) Lév.; Bornmüller, Iter Persicoturcicum, № 4424, sub *Ur. Trifolii* (Hedw.) Lév.; Sydow, Uredineen, № 154, sub *Ur. Trifolii* (Hedw.) Winter: California fungi, № 139.

Спермогонии среди эцидиев единичные или группами от светло-желтых до золотистых, почти круглые, 100—125 μ высотой, 100—125 μ шириной. Спермации 3×4 μ.

Эцидии обычно группами на черешках, главных жилках и пластинках листьев, преимущественно с нижней стороны, чашевидные, 160—240 μ высотой, 224—260 μ шириной; перидий желто-белый, края неправильно зазубренные и слегка отогнутые; клетки перидия неправильно кубовидные или с неправильным 6-гранным очертанием, 24—32×24—27 μ, внешние стенки тонко поперечно исчерченные, 4—5 μ, по Дэвису 2.4—4.8 μ, внутренние — бородавчатые, около 3 μ толщиной, по Дэвису 1—2.5 μ. Эцидиоспоры шаровидные до эллипсоидных, часто округленно многогранные, 15—23×15—20 μ, оболочка очень мелкобородавчатая, около 1 μ толщиной.

Уредокучки на листьях, черешках и стеблях, но преимущественно с нижней стороны листьев, 0.5—1 мм, рассеянные, часто сливающиеся, вначале прикрытые эпидермисом, позднее голые, окруженные остатками прорванного эпидермиса, светлокоричневые. Уредоспоры шаровидные до эллипсоидных, 20—27×20—24 μ, по Клебану 20—25×16—21 μ; оболочка покрыта редкими тонкими шипиками, светлокоричневая, около 1.5 μ толщиной, с 4—7, чаще с 5 хорошо заметными ростковыми порами.

Телейтокучки на тех же органах растения, как и уредокучки, но более крупные, часто сливающиеся, темнокоричневые. Телейтоспоры эллипсоидные до шаровидных, 21—27×18—21 μ, чаще 24×19 μ; оболочка гладкая, иногда с немногими, отдельно стоящими или собранными в продольные ряды, малозаметными бородавками, светлокоричневая, 1—1.5 μ толщиной; над порой прорастания маленький плоский бесцветный сосочек. Ножка бесцветная, легко отламывающаяся. (Рис. 1 и 2).

Примечание. Очень большое сходство *Ur. fallens* имеет с *Ur. trifolii-hybridi* Paul. по морфологическим признакам и почти одинаковой биологии развития. Главное морфологическое отличие *Ur. fallens* от *Ur. trifolii-hybridi* состоит в меньшем количестве проростковых пор в уредоспорах. Кроме того, эти два вида различаются своей специализацией в отношении растений-хозяев.

Вид *Ur. fallens* (Desm.) Kern еще до настоящего времени в литературе совершенно неправильно приводится под наименованием *Ur. trifolii* (Hedw. f.) Lév. На стр. 145 имеется первый диагноз *Ur. trifolii* (Hedw. f.) Lév. под *Puccinia trifolii* Hedw. f., данный Гедвигом, автором этого вида. Этот диагноз показывает, что вид *Ur. trifolii* (Hedw. f.) Lév. совершенно отличный от ржавчины красного клевера и ближе всего стоит к *Ur. flectens* Lag.

Керн (Kern, 1911) доказал, что ржавчина на красном клевере впервые была описана Демазьером (Desmaziéres, 1845) под наименованием *Uredo fallens*. Керн справедливо восстановил первое название ржавчины красного клевера, переименовав его в *Uromyces fallens*.

Биология развития. *Uromyces fallens* (Desm.) Kern имеет полный цикл развития, происходящий на одном и том же растении-хозяине. В течение вегетационного периода развитие ржавчины проис-

ходит следующим образом. На *Trifolium pratense* L. обычно эцидии появляются ранней весной, вскоре после стаяния снега, и продолжают

Рис. 1. *Uromyces fallens* (Desm.) Kern. Общий вид пораженных листьев клевера красного — *Trifolium pratense* L. *А* — лист с эцидиями; *Б* — лист с уредокучками. (Натур. вел.; ориг.).

развиваться до июля. Вследствие того что телейтоспоры прорастают без периода покоя, часть эцидиев развивается еще осенью того же вегетационного периода, но, повидимому, они обычно недоразвиваются и заканчивают свое развитие весной после перезимовки.

Уредокучки появляются ранней весной, одновременно с эцидиями (Сергеева, 1948), и могут развиваться до поздней осени, в зависимости от погоды. В течение вегетационного периода уредоспоры образуют несколько генераций. Инкубационный период зависит от условий погоды (температуры, влажности и т. д.), а также от степени восприимчивости растения-хозяина. В среднем инкубационный период равен 10 дням. Благодаря короткому инкубационному периоду и многократному развитию в течение вегетационного периода уредоспор при благоприятных условиях гриб способен быстро распространяться на растении-хозяине. Осенью, с наступлением неблагоприятных условий для питающего

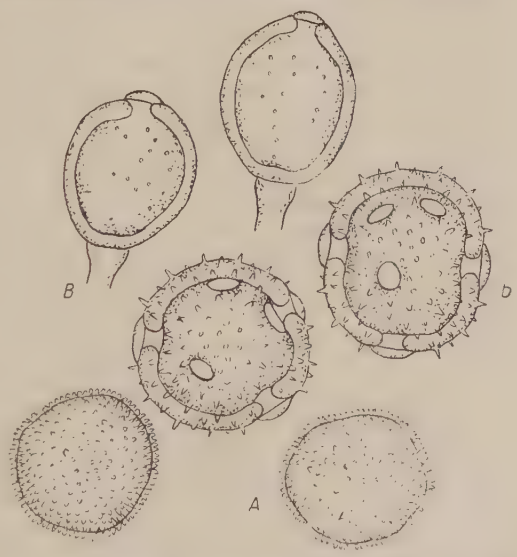


Рис. 2. *Uromyces fallens* (Desm.) Kern. *А* — эцидиоспоры; *Б* — уредоспоры; *В* — телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

растения, происходит образование телейтоспор, которые развиваются вначале в кучках вместе с уредоспорами, а позднее образуют отдельные спороношения. Соотношение уредо- и телейтоспор в кучках находится в зависимости от состояния растения. Чем менее благоприятны условия для питающего растения, тем больший процент телейтоспор образуется в кучках. Так, в 1938 г. в Ленинграде стояла долго теплая погода. Еще в конце ноября наблюдался большой процент уредоспор. В 1939 г. осень была холодная и наступила рано. Уже в первых числах сентября было холодно. Развитие телейтоспор в 1939 г. началось раньше, и процент уредоспор поздней осенью был незначительным. В 1940 г. как лето, так и осень были холодными. Первые телейтоспоры появились в конце августа, а 26 октября в кучках преобладали телейтоспоры. С другой стороны, наблюдения показали, что независимо от состояния погоды на плодоносящем клевере телейтоспоры образуются раньше, чем на неплодоносящем.

Наличие полного цикла в развитии *Ur. fallens* было установлено не сразу. Несмотря на то, что эцидии были отмечены Ховель (Howell, 1890), все же в течение долгого времени, в связи с редким обнаружением их в природе, наличие этой стадии вызывало сомнение. Керн (Kern, 1911) высказал даже предположение, что этот вид ржавчины разнодомный и что эцидии его нужно искать на представителях рода *Euphorbia*. Лишь после того, как эцидии вновь были отмечены Хоффером (Hoffer, 1916), Кобелем (Kobel, 1921), Уткиным (1924) и другими, наличие полного цикла в развитии *Ur. fallens* стало считаться установленным.

Дэвис (Davis, 1924) изучал способность прорастания эцидио-, уредо- и телейтоспор в течение года путем периодических сборов их в природе на *T. pratense* и проращивания их в лабораторных условиях. Его наблюдения, проведенные в течение одного года, показали следующее: эцидиоспоры, собранные в мае, июне и июле, давали высокий процент прорастания. Уредоспоры, собранные в течение сухого лета, прорастали на 50%; с наступлением прохладного времени процент прорастания спор увеличивался до момента падения температуры в декабре до —14°, после чего процент прорастания понизился, а в феврале уредоспоры потеряли способность к прорастанию. Телейтоспоры начали прорастать 15 января в количестве 10%. В конце апреля прорастание телейтоспор достигло максимального предела (70%), затем снова понизилось, и к 1 июня они оказались невсхожими.

О влиянии температуры на прорастание спор *Ur. fallens* имеются данные Ховель и Дэвиса. Они сведены в табл. 1.

Таблица 1

Формы спор	Оптимальная температура по С		Минимальная температура по С		Максимальная температура по С	
	по Ховель	по Дэвису	по Ховель	по Дэвису	по Ховель	по Дэвису
Эцидиоспоры	15—18	18—20	—	6	26	ок. 30
Уредоспоры	11—16	19	7—11	8	20—25	ок. 30
Телейтоспоры	—	17	—	7	—	ок. 30

Кроме того, Дэвис сообщает, что колебания температуры при образовании базидиоспор несколько у́же, чем при прорастании телейтоспор.

Для образования базидиоспор оптимальной температурой является 17° С, минимальной 10° С и максимальной 21° С. Ховель указывает, что при температуре 15—18° С эцидии начинали прорастать через 1—3 часа, уредоспоры — через 1.5—3 часа.

Вопрос о способах перезимовки ржавчины *Ur. fallens*, судя по имеющимся литературным данным, изучен недостаточно. Большинством авторов перезимовка *Ur. fallens* указывается в стадии телейтоспор. Однако чрезвычайно редкое нахождение эцидиев в природе заставило многих исследователей предполагать перезимовку гриба не только посредством телейтоспор, но и другими способами. Пауль (Paul, 1917), Кобель (Kobel, 1921) и Траншель (1939), наблюдая на *T. pratense* наличие уредоспор поздней осенью, высказали предположение о перезимовке гриба в стадии уредоспор. Кобель, кроме уредоспор, предполагал о перезимовке гриба в стадии уредомицелия. Ховель наблюдала недоразвившиеся эцидии на *T. pratense*, растущего в естественных условиях в декабре. Уткин наблюдал эцидии на искусственно зараженных растениях *T. pratense* в октябре. Это заставило указанных авторов считать, что телейтоспоры *Ur. fallens* прорастают осенью и гриб зимует в стадии эцидиомицелия. Исследования Дэвиса над способностью эцидио-, уредо- и телейтоспор *Ur. fallens* прорастать в течение года, приведенные выше, показали, что перезимовка ржавчины возможна в стадии телейтоспор. С другой стороны, опыты Дэвиса показали, что уредоспоры в условиях северной Америки перезимовки не выдерживают.

Учитывая, что знание способов перезимовки гриба имеет большое значение для разработки мер борьбы с ним, мы занялись изучением этого вопроса в условиях северо-западной части Советского Союза. С этой целью с осени 1939 г. до лета 1941 г. велись тщательные наблюдения над пораженными *Ur. fallens* растениями *T. pratense* (около 200 растений), росшими на микологическом участке БИН АН СССР в Ленинграде. Эти растения были выращены в 1939 г. из семян в садовых горшках и летом того же года были заражены уредоспорами *Ur. fallens*. Затем заразившиеся растения вместе с горшками были вкопаны в грунт и оставались там в течение всего периода опытов. Обследование наблюдаемых растений поздней осенью 1939 г., а также в 1940 г., показало, что подопытные растения ушли на зимовку сильно пораженными уредо- и телейтоспорами *Ur. fallens*. В течение вегетационного периода подопытные растения накрывались изоляторами (см. стр. 129). Условия под такими изоляторами были близкими к естественным. Осенью изоляторы снимались, и растения зимовали в естественных условиях.

Для выяснения способов перезимовки проводились наблюдения за развитием гриба на указанных растениях и изучалась способность прорастания уредо- и телейтоспор в течение вегетационного периода. Кроме наблюдений за перезимовкой гриба на живых растениях были проведены опыты по выявлению возможности перезимовки уредоспор на отмерших листьях. Для этой цели отмершие листья с уредоспорами были помещены в марлевые мешочки и на зимовку размещены среди клеверных кустов. Наблюдения за развитием гриба проводились в течение лета и осени до покрытия растений снегом и вновь возобновлялись ранней весной, как только растения частично освобождались из-под снега. Зима 1939/40 г. была особенно благоприятна для изучения поставленного вопроса, так как растения сохранили к весне почти все прошлогодние листья, в том числе и пораженные ржавчиной.

Изучение способности прорастания уредо- и телейтоспор проводилось путем периодических сборов указанных форм спор с подопытных

растений и проращивания их в лабораторных условиях. Уредо- и телейтоспоры прекрасно прорастают при комнатной температуре в капле воды, нанесенной на предметное стекло, помещенное во влажную чашку Петри.

В отношении способности прорастания уредо- и телейтоспор в течение вегетационного периода были получены следующие результаты. Уредоспоры в течение лета и осени давали высокий процент прорастания (около 90%), но после перезимовки их в естественных условиях на живых растениях, а также на отмерших листьях оказались нежизнеспособными, что совпадает с результатами, полученными Дэвисом. Телейтоспоры начали прорастать во второй половине сентября, и количество проросших спор достигало 15%. Затем количество прорастающих телейтоспор повышалось и достигло в первой половине ноября 80%. В начале апреля процент прорастающих телейтоспор остался примерно тот же, что и в ноябре, но в дальнейшем резко понижался.

Таким образом, в наших исследованиях телейтоспоры начали прорастать значительно раньше, чем в опытах Дэвиса, в которых, как было указано выше, телейтоспоры начали прорастать 15 января.

Следовательно, телейтоспоры *Ur. fallens* способны прорастать осенью, т. е. они не нуждаются в обязательном периоде покоя. С другой стороны, перезимовка их в обычных условиях под снегом не мешает также их способности прорастать весной. Этим объясняется развитие эцидиев осенью.

Наблюдения за развитием *Ur. fallens* показали следующее. Ранней весной как в 1940, так и в 1941 г., вскоре после стаяния снега, на перезимовавших растениях появились одновременно эцидии и уредокучки. Те и другие плодоношения вначале развились на перезимовавших листьях, а затем, когда клевер тронулся в рост, и эцидии и уредокучки развились также и на вновь образовавшихся листьях.

В отношении эцидиев было ясно, что их образование на перезимовавших листьях вскоре после стаяния снега могло произойти только в результате осеннего прорастания телейтоспор и перезимовки эцидиомицелия, так как срок для образования эцидиев в результате весеннего прорастания телейтоспор был явно недостаточным. Развитие же эцидиев на листьях клевера, образовавшихся весной, произошло в результате весеннего прорастания перезимовавших телейтоспор. Однако на перезимовавших листьях и на листьях, образовавшихся весной, эцидии были малочисленны. Кроме того, уже развившиеся эцидии существовали короткое время, так как пораженные листья под влиянием гриба быстро отмирали.

Большой интерес представлял вопрос о способе образования уредокучек на перезимовавших листьях клевера. С этой целью были тщательно исследованы перезимовавшие листья, в результате чего оказалось, что уредокучки развились как на листьях, не пораженных с осени уредо- и телейтоспорами, так и на листьях с прошлогодними кучками уредо- и телейтоспор. На листьях, пораженных с осени уредо- и телейтоспорами, вновь развившиеся уредокучки располагались в виде прерывистого ободка вокруг прошлогодних. Микроскопический анализ поперечных срезов листа через группу прошлогодних и вновь развившихся кучек показал, что свежие уредокучки состояли из молодых, часто еще бесцветных спор, что указывало на их недавнее происхождение. Было ясно, что на не пораженных с осени листьях клевера уредокучки развились из зимовавшего уредомицелия, не успевшего осенью образовать спороношения, а на листьях, пораженных с осени, уредокучки развились из мицелия, уже образовавшего осенью кучки уредо- и телейтоспор,

но сохранившего к весне способность образовывать новые уредокучки вокруг прошлогодних. Позднее, когда клевер тронулся в рост, уредокучки, образовавшиеся уже весной, развились и на молодых листьях клевера ввиду способности уредоспор прорастать при созревании и вызывать новое заражение растения.

Таким образом, наши исследования показали, что ржавчина *Ur. fallens* на *T. pratense* в условиях северо-западной части Советского Союза перезимовывает посредством телейтоспор, эцидиомицелия, уредомицелия, не успевшего осенью образовать спороношения, и мицелия, уже образовавшего осенью кучки уредо- и телейтоспор, но способного к новому росту вокруг этих же кучек весной после перезимовки.

Растения-хозяева и распространение. *Uromyces fallens* (Desm.) Kern главным образом паразитирует на *Trifolium pratense* L., на котором он и был описан. При просмотре большого гербарного материала, других растений-хозяев *Ur. fallens* нам не встретилось. Но в литературе *Ur. fallens* отмечается, кроме *T. pratense*, на *T. ochroleucum* Huds. (Kobel, 1921), *T. incarnatum* L. (Arthur, 1904), *T. alpestre* L. (Спагоров, 1915) и на *T. medium* L. (Еленев, 1904; Davis, 1919; Arthur, 1904).

По данным Дэвиса известно, что ржавчина на *T. medium* морфологически и по биологии развития не отличима от ржавчины на *T. pratense* и что ржавчина с *T. medium* заражает *T. pratense* и обратно. Однако указания о переходе *Ur. fallens* на *T. medium* явно ошибочны. Дэвис, который изучал *Ur. fallens* на *T. medium*, совершенно очевидно ошибся в определении вида клевера. «Mammoth clover», который Дэвис отождествляет с *T. medium*, является в действительности красным клевером одноукосного типа. Как рисунок Дэвиса (стр. 250), так и описание «Mammoth clover», приведенное им на стр. 249, соответствуют *T. pratense* L., а не *T. medium* L.

Кроме того, как мы увидим ниже (см. раздел «Специализация»), *T. medium* L. при искусственном заражении *Ur. fallens* с *T. pratense* в многочисленных опытах, а именно в опытах Кобеля (Kobel, 1921), Уткина (1924), Мейнса (Mains, 1936) и наших, оказался иммунным, а по данным Дэвиса, как уже было указано, ржавчина с *T. pratense* заражает *T. medium* и обратно.

В гербарии Отдела споровых растений БИН имеется только один образец ржавчины *Ur. fallens* (Desm.) Kern, в котором растение-хозяин определено как *T. medium* L. [образец определен Лагерхеймом (Lagerheim), собран им же в окрестностях Боргхольма], но при переопределении этого образца специалистом Е. Г. Бобровым оказалось, что его надо считать не *T. medium* L., а *T. pratense* L. Повидимому, так же ошибочно *T. medium* был определен и другими авторами, указывающими *Ur. fallens* на *T. medium*.

Указания о нахождении *Ur. fallens* (Desm.) Kern на *T. incarnatum* L. и *T. alpestre* L. также требуют подтверждения.

В СССР *Ur. fallens* (Desm.) Kern на *T. pratense* имеет очень широкое распространение, он отмечен по всей Европейской части Советского Союза (кроме крайнего севера) до Черноморского побережья Кавказа включительно, в Средней Азии и в Сибири до Енисея.

Специализация. До наших исследований специализацию *Uromyces fallens* (Desm.) Kern на видах *Trifolium* изучали Лиро (Liro, 1906), Дэвис (Davis, 1919), Комарова (Лисицын, Оболенский, Комарова, 1934) и наиболее подробно Кобель (Kobel, 1921), Уткин (1924) и Мейнс (Mains, 1928, 1936). Всего разными авторами испытан 31 вид клевера.

В опытах указанных исследователей, за исключением опытов Мейнса, степень зараженности растений не учитывалась.

Лиро доказал, что ржавчина *Ur. fallens* с *Trifolium pratense* не заражает *T. repens* L.

Дэвис установил, что *Ur. fallens* с *T. pratense*, кроме *T. repens* L., не заражает *T. hybridum* L.

Кобель, изучая специализацию *Ur. fallens* с *T. pratense* L. и с *T. ochroleucum* Huds., уредоспорами с *T. pratense*, искусственно заразил 23 вида клевера, а с *T. ochroleucum* — 19 из тех же видов. В опытах Кобеля были получены следующие результаты. При заражении *Ur. fallens* с *T. pratense* отрицательные результаты были получены для *T. hybridum* L., *T. repens* L., *T. montanum* L., *T. fragiferum* L., *T. medium* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.), *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.), *T. pallescens* Schreb., *T. resupinatum* L., *T. tumens* Stev., *T. incarnatum* L., *T. armenium* Willd. (*T. olympicum* Hornem.) и *T. alexandrinum* L. Положительные — для *T. Thalii* Nill., *T. alpinum* L., *T. arvense* L., *T. pratense* L., *T. rubens* L., *T. alpestre* L., *T. angustifolium* L., *T. pannonicum* L. и *T. squarrosum* L.

При заражении видов клевера *Ur. fallens* с *T. ochroleucum* результаты были несколько отличные. Отрицательные результаты были получены для *T. hybridum* L., *T. repens* L., *T. pratense* L., *T. medium* L., *T. strepens* Grantz (*T. agrarium* L.), *T. montanum* L., *T. fragiferum* L., *T. incarnatum* L., *T. rubens* L., *T. alpestre* L., *T. angustifolium* L., *T. armenium* Willd. (*T. olimpicum* Hornem.) и *T. alexandrinum* L. Положительные — для *T. alpinum* L., *T. arvense* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. pannonicum* L., *T. maritimum* Huds. и *T. squarrosum* L.

В опытах Кобеля выявилось, что ржавчины с *T. pratense* и *T. ochroleucum*, имея ряд общих хозяев, различались своей специализацией в отношении *T. pratense*, *T. ochroleucum*, *T. rubens*, *T. alpestre* и *T. angustifolium*, а именно ржавчиной с *T. pratense* заразились растения, относящиеся к *T. pratense*, *T. rubens*, *T. alpestre* и *T. angustifolium*, но не заразились растения *T. ochroleucum*. Ржавчиной же с *T. ochroleucum* заразились растения *T. ochroleucum*, но не заразились растения, относящиеся к *T. pratense*, *T. rubens*, *T. alpestre* и *T. angustifolium*. На основании своих опытов Кобель пришел к заключению, что ржавчина *Ur. fallens* с *T. pratense* и ржавчина *Ur. fallens* с *T. ochroleucum* являются специализированными формами.

Необходимо указать, что полученные отрицательные результаты в опытах Кобеля не имеют большой силы доказательства по той причине, что в опытах по каждому виду в отдельности испытывалось очень небольшое количество растений, часто один экземпляр.

Уткин изучал специализацию *Ur. fallens* с *T. pratense*. Им были искусственно заражены уредоспорами гриба молодые растеньица 10 видов клевера, из них *T. pratense* был представлен в опытах 17 местными сортами, называемыми Уткиным расами. Согласно приведенной им таблицы, это были клевера: Волоколамский, Кунгурский, Симбирский, Казанский, Курский, Черниговский, Тамбовский, Нижегородский, Воронежский, Русский, Среднерусский, Волынский, Орловский, Тульский, Висконзин гигант, Канадский и Немецкий.

В опытах отрицательные результаты были получены для *T. resupinatum* L., *T. rubens* L., *T. alpestre* L., *T. lupinaster* L., *T. pannonicum* L., *T. medium* L., *T. alexandrinum* L. и *T. montanum* L. Положительные — для *T. incarnatum* L. и для всех сортов красного клевера. Хотя оценки поражаемости каждого вида, а также испытываемых сортов в работе

не приводятся, но приведенные данные о влиянии гриба на урожай каждого сорта клевера указывают на то, что испытываемые сорта красного клевера неодинаково страдали от ржавчины.

Комарова производила учет поражаемости дикорастущего красного клевера первого года, выращенного из семян разного географического происхождения на Шатиловской опытной станции. Заражаемость клевера происходила естественным путем. Автор не приводит оценки всех обследованных ею образцов, а только указывает, что образцы, собранные с берегов Енисея, с Алтая, из Дзауджикау, на Военно-Осетинской дороге и из районов Ленинграда, Киева и Витебска, заражались слабо.

Мейнс (Mains, 1928), наблюдавший в полевых условиях, в год сильного развития ржавчины, за поражаемостью красного клевера, выращенного из семян различного географического происхождения, сообщает, что участки, на которых росли клевера из Индии, северной и южной Дакоты, были поражены сильно, в то время как клевера из Италии поражались слабо. Опыты с искусственным заражением, произведенные Мейнсом с растениями, выращенными из семян того же происхождения (Индия, сев. и южн. Дакота и Италия), но в лабораторных условиях, показали, что в каждой партии находились растения устойчивые и поражаемые в различной степени, но процент устойчивых растений и пораженных слабо, сильно и средне в каждой партии был различен.

В других опытах Мейнс (1936) изучал специализацию ржавчины *Ur. fallens* с *T. pratense* на различных видах клевера. В его опытах были заражены уредоспорами *Ur. fallens* молодые растеньица, относящиеся к 27 видам клевера, причем некоторые виды клевера, а именно *T. angustifolium* L., *T. armenium* Willd, *T. resupinatum* L., *T. subterraneum* L., были представлены в опытах выращенными из семян двух партий, *T. repens* L. — из семян трех партий, а *T. pratense* L. — восьми партий. Искусственное заражение растений одних и тех же видов клевера производилось в разные годы, сначала в штате Индиана, затем в штате Мичиган. Уредоспоры *Ur. fallens* для искусственного заражения были собраны в тех же штатах. По каждому виду заражению подвергались не менее 10, а обычно 25—30 растений. Когда имелось несколько образцов семян какого-либо вида клевера, количество растений соответственно увеличивалось.

В опытах Мейнса отрицательные результаты были получены для *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L.), *T. alpestre* L., *T. angustifolium* L., *T. arvense* L., *T. carolinianum* Michx, *T. dubium* Sibth., *T. hybridum* L. (*T. elegans* Savi), *T. fragiferum* L., *T. glomeratum* L., *T. lupinaster* L., *T. medium* L., *T. montanum* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. parviflorum* Ehrh., *T. reflexum* L., *T. repens* L., *T. rubens* L. Положительные результаты были получены для *T. alexandrinum* L., *T. armenium* Willd., *T. incarnatum* L., *T. pannonicum* Jacq., *T. pratense* L., *T. caucasicum* Tausch (*T. squarrosum* M. B.), *T. subterraneum* L. В опытах Мейнса растения, относящиеся к *T. alexandrinum*, *T. resupinatum*, *T. squarrosum* и *T. subterraneum*, были слабо восприимчивыми. Более восприимчивыми оказались растения, относящиеся к *T. armenium*, *T. incarnatum* и *T. pannonicum*. Хотя большинство растений этих видов были более или менее устойчивыми, но некоторые из них оказались восприимчивыми. У *T. pratense* большинство растений в каждом из восьми испытуемых образцов были восприимчивыми, небольшая часть их — более или менее устойчивыми, некоторые растения не проявили никаких признаков заражения. Таким образом, в опытах Мейнса растения, относящиеся к *T. alexandrinum*, *T. squarrosum* и *T. subterraneum*, показали небольшую разницу в реакции растений

на заражение ржавчиной. Растения, относящиеся к *T. armenium*, *T. incarnatum*, *T. pannonicum* и *T. pratense*, реагировали весьма различно. Кроме того, в опытах Мейнса два образца семян *T. armenium* дали растения, весьма заметно отличавшиеся по своей реакции на заражение образцом ржавчины из Индианы.

Нами изучалась специализация *Ur. fallens* с *T. pratense* на разных видах клевера. В опытах были искусственно заражены растения, относящиеся к 41 виду клевера, при этом 17 видов были испытаны впервые. Опыты проводились в течение трех лет. Методика опытов изложена в начале работы (110—112).

В 1938 г. растения были заражены ржавчиной, собранной в окрестностях станции Александровской Ленинградской области. Опыты проводились в оранжерее. В этих опытах положительные результаты были получены для *T. tomentosum* L., *T. purpureum* Lois., *T. incarnatum* L., *T. scabrum* L. и *T. lappaceum* L.[1] В 1939 и 1940 гг. опыты проводились на экспериментальном участке Отдела споровых растений на открытом воздухе (подробности см. в методике опытов). В 1939 г. искусственное заражение растений производилось образцом ржавчины, собранной в окрестностях Краснодара. Наиболее широко опыты были поставлены в 1940 г. К этому времени в нашем распоряжении имелись семена большого числа видов клевера, причем большинство из них были представлены несколькими образцами (см. табл. 2). Заражение растений производилось тремя образцами ржавчины: из заповедника «Лес на Ворскле», из окрестностей ст. Карташевка Ленинградской области и из Краснодара (последняя перезимовала на растениях *T. pratense* на нашем участке). В опытах 1939 и 1940 гг. проводился учет заражаемых растений, количества заразившихся из них и степени поражения каждого растения. Оценка степени поражения проводилась по следующей шкале.

0. Кучек нет; отсутствие макроскопических признаков заражения, иногда пятна отмершей ткани (отмечено знаком к). — Растения иммунные.
1. Уредокучки немногочисленные, мелкие, иногда сопровождаемые некрозом (отмечено знаком к). — Растения в значительной степени устойчивые.
2. Уредокучки довольно многочисленные, мелкие, иногда сопровождаемые некрозом (к). — Растения умеренно устойчивые.
3. Уредокучки многочисленные средней величины, иногда сопровождаемые хлорозом. — Растения умеренно восприимчивые.
4. Уредокучки многочисленные, большие. — Растения очень восприимчивые.

Во всех случаях подопытных растений было по 15, исключение составляли: 1) *Trifolium resupinatum*, полученный из Милана, заражался ржавчиной из заповедника «Лес на Ворскле» в количестве 7 растений, полученный из Урбино — ржавчиной из того же заповедника в количестве 6 растений и ржавчиной из Ленинградской области (Карташевка) — 5 растений; 2) *T. ochroleucum* из Днепропетровска заражался ржавчиной из заповедника «Лес на Ворскле» в количестве 10 растений; 3) *T. incarnatum*, полученный из Черновиц, заражался ржавчиной из Краснодара в количестве 6 растений, из Льежа — ржавчиной из заповедника «Лес на Ворскле» в количестве 4 растений; 4) *T. striatum*, полученный из Ялты, заражался ржавчиной из заповедника «Лес на Ворскле» в количестве 10 растений, а ржавчиной из Карташевки — 5 растений; 5) *T. hirtum*, получен-

---

[1] Так как большинство видов клевера плохо переносили оранжерейные условия, из полученных результатов приводятся только положительные.

ный из Ялты, заражался ржавчиной из заповедника «Лес на Ворскле» в количестве 7 растений; 6) *T. lappaceum*, полученный из Ленинграда, заражался ржавчиной из заповедника «Лес на Ворскле» в количестве 7 растений, полученный из Дебрецина — ржавчиной из того же заповедника в количестве 8 растений и ржавчиной из Краснодара — 6 растений; 7) *T. subterraneum*, полученный из Льежа, заражался ржавчиной из заповедника «Лес на Ворскле» в количестве 7 растений.

Результаты опытов 1939 и 1940 гг. сведены в табл. 2.

В наших опытах 1939 и 1940 гг. отрицательные результаты были получены в отношении видов *Trifolium lupinaster* L., *T. Bordzilowskyi* Grossh., *T. montanum* L., *T. ambiguum* M. B., *T. repens* L., *T. hybridum* L., *T. parviflorum* Ehrh., *T. glomeratum* L., *T. suffocatum* L., *T. spadiceum* L., *T. speciosum* Willd., *T. strepens* Grantz, *T. campestre* Schreb., *T. patens* Schreb., *T. dubium* Sibth., *T. fragiferum* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. medium* L., *T. alpestre* L. и *T. trichocephalum* M. B.

Положительные результаты для *T. cernuum* Brotero, *T. resupinatum* L., *T. tomentosum* L., *T. canescens* Willd., *T. pannonicum* Jacq., *T. squarrosum* L., *T. angustifolium* L., *T. purpureum* Lois., *T. Molineri* Balb., *T. incarnatum* L., *T. scabrum* L., *T. striatum* L., *T. rubens* L., *T. pratense* L., *T. fontanum* Bobr., *T. diffusum* Ehrh., *T. alexandrinum* L., *T. hirtum* All., *T. lappaceum* L., *T. arvense* L. и *T. subterraneum* L.

Заразившиеся в опыте виды клевера были неодинаково восприимчивы к изучаемым образцам *Ur. fallens*.

Так, *T. pannonicum*, *T. angustifolium*, *T. rubens*, *T. alexandrinum*, *T. hirtum* и *T. arvense* были в значительной степени устойчивыми. Подавляющее большинство испытуемых растений этих видов не проявили никаких признаков заражения, и лишь немногие дали очень низкую степень заражения, причэм большинство из них были в значительной степени устойчивыми и лишь немногие — умеренно устойчивыми.

Виды *T. resupinatum*, *T. canescens*, *T. Molineri*, *T. incarnatum*, *T. striatum*, *T. lappaceum* были умеренно устойчивыми. Количество не заразившихся растений у каждого вида, кроме *T. incarnatum*, в среднем составляло около 40%. Среди заразившихся растений каждого вида наибольший процент был умеренно устойчивых растений, меньше было в значительной степени устойчивых или умеренно восприимчивых.

Поведение *T. incarnatum* несколько отличалось от других. Здесь процент не заразившихся растений был гораздо меньше, и некоторые растения были даже сильно восприимчивыми, но у *T. incarnatum* поражение ржавчиной сопровождалось очень часто некротическими пятнами, что указывает на устойчивость этого вида.

Умеренно восприимчивыми к изучаемым образцам *Ur. fallens* были: *T. cernuum*, *T. diffusum*, *T. subterraneum*. У этих видов, незаразившихся растений было 7—8% и только у *T. subterraneum* — 29%, но для испытания этого вида было взято небольшое количество растений. Среди заразившихся растений у каждого из упомянутых видов преобладали умеренно восприимчивые растения, и лишь в небольшой части они были значительно устойчивыми.

T. pratense, *T. fontanum* и *T. squarrosum* были сильно восприимчивыми. Среди растений, относящихся к *T. pratense* и *T. squarrosum*, были иммунные, значительно устойчивые, умеренно устойчивые и умеренно восприимчивые растения, но преобладали сильно восприимчивые. В испытанной партии *T. fontanum* из 8 зараженных растений все оказались сильно восприимчивыми.

Таблица 2

Виды *Trifolium*	Откуда получены семена	Опыты 1940 г.; споры из «Лес на Ворскле»		Опыты 1940 г.; споры из Карташевки		Опыты 1939 и 1940 гг.; споры из Краснодара	
		процент заразившихся растений	интенсивность заражения	процент заразившихся растений	интенсивность заражения	процент заразившихся растений	интенсивность заражения
T. lupinaster L.	Свердловск	0	0	...		...	
	Алма-Ата	0	0	...		...	
	Томск	0	0	0	0	0*	0
T. Bordzilowskyi Grossh.	Ереван	0	0	0	0	0*	0
T. montanum L.	Томск	...		...		0	0
	София	...		...		0	0
T. ambiguum M. B.	Ереван	0	0	0	0	0*	0
	Дзауджикау	...		...		0	0
	Ялта	...		...		0	0
T. repens L.	Ленинград	0	0	0	0	0*	0
	Дзауджикау	...		...		0	0
T. hybridum L.	Ленинград	0	0	0	0	0*	0
	Омск	...		...		0	0
	Житомир	...		...		0	0
T. parviflorum Ehrh.	Краснодар	0	0	...		0*	0
T. cernuum Brotero	Житомир	100	3—4	87	2—3	...	
	Кировск	94	2—3	87	2—3	...	
T. glomeratum L.	Днепропетровск	0	0	0	0	0*	0
T. suffocatum L.	Неизвестно	...		...		0	0
T. spadiceum L.	Минск	0	0	0	0	0*	0
	Воронеж	0	0	...		...	
	Ереван	0	0	...		...	
T. speciosum Willd.	Палермо	0	0	0	0	0*	0
T. strepens Crantz	Житомир	0	0	...		...	
	Дзауджикау	0	0	0	0	0*	0
T. campestre Schreb.	Урбино	0	0	...		...	
	Льеж	0	0	...		...	
T. dubium Sibth.	Дебрецин	0	0	0	0	0*	0
T. patens Schreb.	Грац	0	0	0	0	0*	0
T. fragiferum L.	Ереван	0	0	0	0	0*	0
	Омск	...		...		0	0
T. resupinatum L.	Милан	58	2—3	...		...	
	Урбино	67	2	60	1к—1	...	
T. canescens Willd.	Дзауджикау	60	2—3	...		...	
T. trichocephalum M. B.	Ереван	0	0	0	0	0*	0
T. pannonicum Jacq.	Дебрецин	0	0	...		27*	1к—2
	Гогенгейм	0	0	...		13	0к
	Черновицы	0	0	...		...	

Примечание: Знак ... указывает, что растения с данной ржавчиной не испытывались; знаком * отмечены результаты опытов, полученные с краснодарской ржавчиной в 1940 г.

Таблица 2 (*продолжение*)

Виды *Trifolium*	Откуда получены семена	Опыты 1940 г.; споры из «Лес на Ворскле»		Опыты 1940 г.; споры из Карташевки		Опыты 1939 и 1940 гг.; споры из Краснодара	
		процент заразившихся растений	интенсивность заражения	процент заразившихся растений	интенсивность заражения	процент заразившихся растений	интенсивность заражения
T. ochroleucum Huds.	Днепропетровск	0	0	0	0	0	0
	Краснодар	0	0	...		...	
T. squarrosum L. . .	Днепропетровск	80	2—4	...		...	
T. angustifolium L. .	Палермо	27	1к—1	...		...	
	Гогенгейм	0	0	...		...	
	Краснодар	...		...		0	0
T. Molineri Balb. .	София	67	1—3	...		...	
T. incarnatum L. . .	Москва	54	1к—2	60	0к—2	73*	2к—2
	Черновицы	80	1—3	67	2к—2	37*	1к
	Гогенгейм	100	2к—3	...		...	
	Житомир	100	2к—4	...		...	
	Льеж	27	2к	...		...	
T. incarnatum f. album	Минск	80	2к—2	...		...	
T. striatum L. . . .	Ялта	40	2—3	40	1к	...	
T. medium L. . . .	Омск	0	0	0	0	0*	0
	Черновицы	0	0	...		...	
	София	0	0	...		...	
T. alpestre L. . . .	Ереван	...		...		0	0
	Куйбышев	0	0	0	0	0*	0
	Гогенгейм	0	0	...		...	
T. rubens L.	Триест	0	0	0	0	0*	0
	Гогенгейм	0	0	...		...	
	Урбино	13	1	...		...	
	Житомир	0	0	...		...	
T. pratense L. . . .							
Культурные							
№ 150	Всесоюзный Институт растениеводства	86	2—4	80	2—4	94*	3—4
№ 331		87	2—4	...		...	
Кунгурский . . .		87	2—4	67	2—4	86*	1—4
Карандинский .		79	1—3	80	2—4	80	1—4
Мошенский . . .		79	1—4	...		...	
Боровичский . .		80	1—4	80	2—4	80*	2—3
Дедовический . .		87	2—3	...		...	
Носовский . . .		87	2—4	100	3—4	93*	2—4
Свердловский . .		100	2—4	...		...	
Дикорастущие . .	Хакассия	80	2—4	...		...	
	Памир	80	1—3	...		...	
	Омск	100	2—4	87	3—4	80*	2—4
	Ереван	80	2—4	...		...	
	Ленинград	67	1—4	...		...	
	София	100	2—4	...		...	
	Урбино	53	1—2	...		...	
	Дзауджикау	73	2—4	...		...	
	Алма-Ата	87	2—4	...		...	
	Льеж	67	1—3	...		...	

Таблица 2 (*продолжение*)

Виды *Trifolium*	Откуда получены семена	Опыты 1940 г.; споры из «Лес на Ворскле»		Опыты 1940 г.; споры из Карташевки		Опыты 1939 и 1940 гг.; споры из Краснодара	
		процент заразившихся растений	интенсивность заражения	процент заразившихся растений	интенсивность заражения	процент заразившихся растений	интенсивность заражения
T. fontanum Bobr. .	Южн. Осетия	100	4	...		100*	4
T. diffusum Ehrh. .	Ереван	100	3	...		77*	2—3
	Краснодар	93	2—3	100	2—3	100*	2—3
T. alexandrinum L. .	Днепропетровск	0	0	...		33*	1к—2
	Москва	0	0	...		38*	1к—1
	Минск	13	0к	...		0*	0
T. hirtum All. . . .	Ялта	28	1к	...		...	
T. lappaceum L. . .	Ленинград	57	3	...		...	
	Дебрецин	50	1к—2	...		50*	2к
T. arvense L.	Москва	0	0	0	0	0*	0
	Минск	0	0	...		27*	1к—1
	Льеж	0	0	17	1к	...	
	Куйбышев	34	1к—2	0	0	13*	0к
	Томск	0	0	0	0	0	0
	Днепропетровск	0	0	0	0	27	1к—2
	Краснодар	0	0	...		0	0
T. subterraneum L. .	Льеж	72	3	...		...	

Сравнивая результаты, полученные в опытах при одновременном заражении растений различных образцов, относящихся к одному и тому же виду клевера, одним и тем же образцом ржавчины, мы видим, что разные образцы *T. cernuum*, *T. pannonicum*, *T. angustifollium*, *T. incarnatum*, *T. rubens*, *T. pratense*, *T. diffusum*, *T. alexandrinum*, *T. lappaceum* и *T. arvense* хотя и находились в опыте в одинаковых условиях, но часто в целом более или менее заметно различались своей восприимчивостью. Более того, в опытах также выявилось, что подопытные растения в пределах одного образца часто различались своей реакцией на заражаемость одним и тем же образцом ржавчины. Так, например, 6 образцов *T. incarnatum* более или менее отличались между собой восприимчивостью к образцу ржавчины из заповедника «Лес на Ворскле». Наиболее восприимчивыми оказались растения из Житомира. При этом в каждом образце реакция отдельных растений заметно различалась. Особенно резкое колебание наблюдалось у растений из Житомира. Здесь были растения совершенно устойчивые (иммунные), умеренно устойчивые, умеренно восприимчивые и сильно восприимчивые. Растения *T. lappaceum*, выращенные из ленинградских семян, оказались более восприимчивыми к ржавчине из заповедника «Лес на Ворскле», чем растения из семян, из Дебрецина. Реакция растений в пределах одного образца как в том, так и в другом случае резко колебалась. Так, среди растений из Ленинграда наряду с иммунными были также умеренно восприимчивые растения. Подопытные растения *T. arvense*, выращенные из семян, полученных из Москвы, Минска, Льежа, Томска, Днепропетровска и Краснодара, при заражении их

ржавчиной из заповедника «Лес на Ворскле» не проявили никаких признаков поражения, и только растения из семян, полученных из Куйбышева, показали некоторую степень восприимчивости к этому образцу ржавчины. Хотя большинство растений из Куйбышева были также иммунными, но некоторые из них все-таки оказались значительно устойчивыми. Растения всех образцов культурного и дикорастущего красного клевера оказались восприимчивыми к ржавчине из заповедника «Лес на Ворскле», и только растения из семян из Урбино и Льежа оказались преимущественно устойчивыми. Реакция отдельных подопытных растений, выращенных из каждого образца семян, в большинстве случаев резко колебалась. Кроме того, почти во всех образцах наблюдался тот или иной процент не заразившихся растений. Но среди различных образцов процентное содержание как имунных, так и заразившихся растений в той или иной степени было различное. Подопытные растения, относящиеся к селекционным сортам красного клевера, также сильно варьировали на заражение ржавчиной.

Сравнивая результаты, полученные при заражении растений, выращенных из одного и того же образца семян, относящихся к видам *T. cernuum*, *T. pannonicum*, *T. resupinatum*, *T. incarnatum*, *T. striatum*, *T. pratense*, *T. alexandrinum*, *T. lappaceum* и *T. arvense*, но зараженных в опытах одновременно различными образцами ржавчины, мы видим, что они более или менее заметно различаются. Однако закономерности, указывающей на большую или меньшую вирулентность изучаемых образцов ржавчины, не наблюдается. Так, например, растения *T. pannonicum* из Дебрецина, подвергнутые искусственному заражению ржавчиной из заповедника «Лес на Ворскле», оказались все иммунными. Растения, выращенные из того же образца семян, но уже зараженные ржавчиной из Краснодара, обнаружили некоторую степень восприимчивости, но некоторые из них были значительно и умеренно устойчивыми. Растения *T. incarnatum*, выращенные из семян, полученных из Черновиц, и искусственно зараженные в опыте одновременно тремя образцами ржавчины — из заповедника «Лес на Ворскле», Карташевки и Краснодара, — дали неодинаковые результаты, при этом бо́льшую степень заражения показали растения, зараженные образцом ржавчины из заповедника «Лес на Ворскле». С другой стороны, растения выращенные из семян, полученных из Москвы, и зараженные в опыте теми же образцами ржавчин, как и в предыдущем случае, оказались более восприимчивыми к ржавчине из Краснодара.

Таким образом, в наших опытах выявилось, что растения в пределах одного вида клевера, в той или иной степени восприимчивого к *Ur. fallens*, варьировали в степени поражения при заражении их этим видом ржавчины, причем колебания в реакции растений на заражение были тем резче, чем более восприимчив был вид клевера. Поскольку заражение одним образцом *Ur. fallens* растений, принадлежащих к одному и тому же виду клевера, но выращенных из семян разных образцов, а также заражение различными образцами *Ur. fallens* растений, выращенных из одного и того же образца семян того или другого вида клевера, происходило в опытах при одинаковых условиях, полученные результаты в отношении варьирования реакции растений в пределах вида клевера объясняются, с одной стороны, наличием у *Ur. fallens* с *T. pratense* рас, отличающихся своей вирулентностью, с другой стороны, наличием у видов клевера более или менее мелких систематических единиц, отличающихся в той или иной степени восприимчивостью к расам *Ur. fallens*.

Сравнивая результаты, полученные в наших опытах в отношении заражаемости различных видов клевера ржавчиной *Ur. fallens* с *T. pra-*

tense, с результатами, полученными с теми же видами клевера в опытах Лиро, Дэвиса, Кобеля, Уткина и Мейнса, оказалось, что результаты в отношении *T. arvense* L., *T. rubens* L., *T. angustifolium* L., *T. alexandrinum* L., *T. pannonicum* Jacq., *T. alpestre* L., *T. medium* L., *T. resupinatum* L., *T. subterraneum* L., *T. incarnatum* L. и *T. squarrosum* L. не совпадают. Так, подопытные растения, относящиеся к *T. arvense*, *T. rubens* и *T. angustifolium*, в наших опытах в целом показали значительную степень устойчивости. В опытах же Кобеля они в какой-то степени заразились, но не заразились в опытах Мейнса, а *T. rubens* — также в опытах Уткина. Растения, относящиеся к *T. alexandrinum*, в наших опытах и в опытах Мейнса были в значительной степени устойчивыми, но вовсе не заразились в опытах Уткина и Кобеля. Растения *T. pannonicum* были значительно устойчивыми в наших опытах, более восприимчивыми в опытах Мейнса и совершенно устойчивыми в опытах Уткина. Растения, относящиеся к *T. resupinatum* и *T. subterraneum*, в наших опытах были более восприимчивы, чем в опытах Мейнса, но *T. incarnatum* вовсе не заразился в опытах Кобеля, а *T. resupinatum* — в опытах Уткина. Растения, относящиеся к *T. alpestre*, в наших опытах, в опытах Мейнса и Уткина не проявили никаких признаков заражения, но в опытах Кобеля в какой-то степени заразились.

Такое несовпадение результатов объясняется теми же причинами, как и в наших опытах (стр. 127).

На основании всего вышеизложенного по изучению специализации *Ur. fallens* на видах клевера можно заключить следующее. В различных опытах ржавчиной *Ur. fallens* с *T. pretense* были искусственно заражены растения, относящиеся к 49 видам *Trifolium*. Из них 24 вида оказались в той или иной степени восприимчивыми к этой ржавчине и 25 видов — иммунными. Хотя опыты Мейнса и наши показали, что реакция растений, относящихся к одному и тому же виду клевера, на заражаемость ржавчиной более или менее колеблется, тем не менее степень восприимчивости того или другого вида клевера становится ясной при достаточном исследовании этого вида. Чем более восприимчив вид клевера в целом, тем больший процент растений в опытах поражается ржавчиной, причем степень поражаемости растений хотя и колеблется, но большинство заразившихся растений оценивается у сильно восприимчивых в целом видов клевера баллом 4, у умеренно восприимчивых — баллом 3, умеренно устойчивых — баллом 2 и у значительно устойчивых — баллом 1. Растения, относящиеся к иммунным видам клевера, после заражения их ржавчиной не проявляют никаких признаков поражения.

Считаем возможным сделать выводы о степени восприимчивости по тем видам клевера, по которым имеются результаты трех и более опытов, причем таких опытов, в которых испытывалось не менее 5 растений, а также учитывался процент заразившихся растений и степень их поражения.[1] Исходя из этого, возможно сделать следующее заключение о степени восприимчивости к *Ur. fallens* с *T. pratense* видов клевера, испытанных в разных опытах.

Иммунными видами являются: *T. lupinaster* L., *T. Bordzilowskyi* Grossh., *T. montanum* L., *T. ambiguum* M. B., *T. repens* L., *T. hybridum* L. (*T. elegans* Savi), *T. parviflorum* Ehrh., *T. glomeratum* L., *T. spadiceum* L., *T. speciosum* L., *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll.), *T. cam-*

---

[1] Заражение растений, относящихся к разным партиям одного и того же вида клевера, одним образцом ржавчины и заражение растений, относящихся к одному образцу, разными образцами ржавчины, я считаю отдельными опытами.

pestre Schreb. (*T. procumbens* L.), *T. patens* Schreb., *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.), *T. fragiferum* L., *T. trichocephalum* M. B., *T. ochroleucum* Huds.

В значительной степени устойчивыми являются *T. resupinatum* L., *T. pannonicum* Jacq., *T. angustifolium* L., *T. alpestre* L., *T. rubens* L., *T. alexandrinum* L. и *T. arvense* L. Умеренно устойчивыми — *T. lappaceum* L., *T. subterraneum* L. и *T. incarnatum* L. Умеренно восприимчивыми — *T. diffusum* Ehrh. и *T. cernuum* Brotero. Сильно восприимчивыми — *T. pratense* L. и *T. fontanum* Bobr.

В отношении видов *T. hirtum* All., *T. tomentosum* L., *T. canescens* Willd., *T. purpureum* Lois., *T. Molineri* Balb., *T. scabrum* L., *T. striatum* L., *T. Thalii* Vill., *T. alpinum* L., *T. armenium* Willd. (*T. olympicum* Hornem.), *T. squarrosum* L. и *T. caucasicum* Tausch (*T. squarrosum* M. B.) хотя и имеются данные о заражаемости их ржавчиной *Ur. fallens* с *T. pratense*, но этих данных недостаточно, чтобы сделать выводы о степени их восприимчивости.

В отношении видов *T. suffocatum* L., *T. carolinianum* Michx, *T. reflexum* L., *T. pallescens* Schreb. и *T. tumens* Stev. имеются данные о незаражаемости их ржавчиной *Ur. fallens* с *T. pratense*, но этих данных недостаточно, чтобы считать указанные виды иммунными.

Из вышеприведенного следует, что хотя ржавчиной *Ur. fallens* заражается около 50 процентов исследуемых видов клевера, но подавляющее большинство из них являются сильно устойчивыми или умеренно устойчивыми к этой ржавчине.

Как указано выше, специализация *Ur. fallens* с *T. ochroleucum* изучалась только в опытах Кобеля, но этих данных недостаточно, чтобы сделать выводы о степени восприимчивости испытанных видов клевера к этой ржавчине.

Вредоносность и меры борьбы. Вредоносность ржавчины *Uromyces fallens* (Desm.) Kern для культурного красного клевера изучали А. И. Лобик (1914, 1922), М. С. Уткин (1924) и Н. П. Трусова (1933).

Наиболее подробно этим вопросом занимался Уткин. Им были поставлены специальные опыты, которые проводились в течение двух лет. В первый год Уткин изучал влияние ржавчины на урожай сухой массы и на содержание различных питательных веществ в сене. В опытах испытывалось 17 местных сортов красного клевера. В следующий год изучалось влияние ржавчины на урожай сухой массы при скашивании растений в разные сроки. Испытывался волоколамский клевер. Подопытные растения выращивались из семян и находились в опыте при одинаковых условиях. Заражение растений производилось в первый год опытов 7 июля, в следующий год 25 июля. В том и другом случае растения заражались молодыми, когда они имели развитыми 6—9 листочков. Благодаря созданным благоприятным условиям в опыте, происходило естественное развитие ржавчины на растениях. Уткин пишет: «К концу вегетации на пораженных культурах листья, стебли и черешки густо покрылись подушечками спор. Если бы мы захотели баллами Эраксоновской шкалы отметить их распространение на каждом листочке, черешке и стеблях, то эти баллы колебались бы между 3 и 4, изредка опускаясь до 2» (Уткин, 1924, стр. 675).

Урожай снимался в первом опыте 9 октября. Сравнивая урожай, полученный от больных и здоровых растений по каждому сорту, Уткин пришел к выводу, что ржавчина в значительной степени снижает урожай сена и количество головок. Кроме того, питательность полученного сена

значительно снижается. Однако потери среди испытываемых сортов были неодинаковыми. Так, вес сухого вещества снижался от 8% у орловского клевера, до 64% у симбирского. В среднем, потеря сена выражалась в 27.5%. Количество головок снижалось от 15.5% у Wisconsin Американского до полного исчезновения у Симбирского и ряда других клеверов, — в среднем на 66.5%. О снижении урожая семян Уткин говорит только предположительно, так как в его опыте растения не были доведены до плодоношения. Разница в содержании питательных веществ в сене, полученном от больных и здоровых растений, в среднем на одно растение выражалась в уменьшении сырого жира на 19.6%, сырого протеина на 44%, крахмала и тростникового сахара на 2.1%, глюкозы на 27.1%. Содержание клетчатки в больных растениях, наоборот, повышалось на 1.96%.

В опытах следующего года выяснилось, что чем дальше ржавчина паразитирует на растении, тем больше снижается процент сухого вещества. При снятии урожая через 1 месяц и 8 дней после заражения растений ржавчиной урожай сухого вещества снизился на 2.5%, через 1 месяц и 22 дня — на 26.8%, через 2 месяца и 6 дней — на 27.4% через 2 месяца и 20 дней — на 31.9%.

Необходимо подчеркнуть, что данные о вредоносности ржавчины *Ur. fallens*, полученные Уткиным, по условиям опыта соответствуют годам эпидемического развития ржавчины, начавшегося для клевера в начале вегетационного периода посева первого года.

Н. П. Трусова (1933) приводит данные произведенного ею сравнения 100 кустов красного клевера здоровых и 100 кустов, пораженных ржавчиной в сильной степени. Это сравнение производилось в период первого укоса конгурского клевера на опытном поле «Узкое» в окрестностях Москвы. Трусова не указывает ни возраста клевера, в котором произошло заражение, ни времени появления ржавчины на нем. Результаты учета показали, что у зараженных ржавчиной растений по сравнению со здоровыми число стеблей снизилось на 29.3% и сухая масса — на 9.2%. Особенно резко присутствие ржавчины сказалось на развитии головок и урожае семян. Количество головок снизилось на 64.2%, урожай семян — на 85.9%.

А. И. Лобик проводил наблюдения на 21 больном и 32 здоровыми растениями посевов красного клевера в полевых условиях с июля по август. Точно возраст клевера не указывается, но из работы можно заключить, что эти посевы не были посевами первого года. Ржавчина на наблюдаемых растениях появилась в середине июня. Его наблюдения над пораженными кустами показали, что зараженные кусты развивались лучше, чем здоровые, и более обильно цвели. Результаты сравнения полученного урожая от здоровых и больных кустов показали, что ржавчина не только не снижает урожая, а, наоборот, в значительной степени вызывает повышение его. Такие неожиданные результаты Лобик объясняет тем, что ржавчина в его опытах развилась поздно и на вполне окрепших растениях.

Мы считаем, что на основании данных, имеющихся в работе Лобика, вообще невозможно делать какие бы то ни было выводы о вредоносности *Ur. fallens*, так как автор не приводит некоторых данных, имеющих большое значение. Так, например, в работе не указывается точно возраст подопытных растений, не приводится характеристики больных и здоровых растений до их заражения ржавчиной, не указывается точно время сбора урожая с этих растений. Из работы не ясно, сколько времени растения были поражены ржавчиной. Очень важно и то обстоятельство, что растения,

находясь в поле, могли попасть не в одинаковые почвенные и другие условия, а, следовательно, наряду со ржавчиной, могли действовать и другие факторы, за счет которых может быть отнесено полученное в опыте различие в развитии растений.

Меры борьбы со ржавчиной разработаны чрезвычайно слабо.

Уткин, наблюдая в своих опытах за развитием ржавчины, пришел к выводу о выгодности скашивания клевера на сено около периода цветения его. В опытах Уткина ржавчина в первые два месяца развивалась медленно, около периода цветения делала резкий скачок, когда количество больных листьев почти удваивалось; в следующий месяц, ко времени сбора урожая, листья и стебли становились интенсивно ржавыми. В период цветения (конец августа) растения хотя и были покрыты пустулами уредоспор, но ржавчина еще не успела произвести угнетающего действия, химический состав сена, скошенного в это время, был близок к составу здорового. На этом основании Уткин рекомендует производить скашивание клевера на сено около периода цветения его.

Трусова (1933) указывает, что в ее опыте семена, собранные с пораженных ржавчиной растений, теряли всхожесть на 45% по сравнению с семенами, собранными со здоровых растений. Трусова не доказала способа передачи ржавчины с семенами, но ее опыты одного года показали целесообразность прогревания семян, полученных с больных растений, в воде до 56°С в течение 5 минут. В опытах Трусовой растения, выращенные из семян, собранных с больных кустов, но прогретых указанным способом, оказались слабее зараженными ржавчиной и дали бо́льший урожай семян, чем растения, выращенные также из семян, собранных с больных кустов, но не прогретых указанным способом.

Наиболее эффективной мерой борьбы с ржавчиной на клевере является выведение устойчивых сортов. Результаты, полученные при изучении специализации, а именно — наличие иммунных и в значительной степени устойчивых растений у *T. pratense* и других видов, указывают на возможность выведения устойчивых сортов как красного клевера, так и других хозяйственно важных видов клевера против ржавчины *Ur. fallens*.

Uromyces trifolii-hybridi Paul.

Paul, Kryptogamische Forschungen, 2, 1917, p. 50; Kobel, Centralbl. für Bakt., 2, 52, 1921, p. 218.

Syn. *Uredo apiculata* α *Trifolii* Strauss, Annal. Wetter. Gesellsch., 1811, p. 97 (p. p.). — *Caeoma apiculatum* Schlechtendal, Flora Berolin., 1824, p. 128 (p. p.).; Linnaea, 1826, p. 605 (p. p.). — *Caeoma apiculosum* Link, Spec. Plant., 1825, p. 32 (p. p.). — *Uromyces apiculata* (Str.) Léveillé, Ann. Sc. Natur., 3, VIII, 1847, p. 371 (p. p.). — *Ur. Trifolii* Fuckel, Symb. Myc., 1869, p. 63 (p. p.). — *Ur. Trifolii* (Alb. et Schw.) Winter in Rabenh. Krypt.-Fl., I, 1884, p. 159 (p. p.). — *Ur. Trifolii* (Hedw. f.) Lév. non sensu Hedwig Fungi ined. t. 18 in De Candolle, Fl. Fr. II, 1805, p. 225 sub *Puccinia Trifolii*; Schröter, Krypt.-Fl. Schles., 1889, p. 301 (p. p.). — *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro, Ured. Fenn., 1908, p. 94; Klebahn, Krypt.-Fl., M. Brand., Va. 1914, p. 225; Траншель, Обзор ржавч. грибов СССР, 1939, стр. 251, 239 (p. p.).— *Nigredo trifolii* (Hedw. f.) Artuhr, N. Amer. Fl., VII, 1916, p. 255. — *Uromyces hybridi* Davis, Mycologia, vol. XVI, 5, 1924, p. 216 — *Ur. trifolii-hybridi* (Davis) Artuhr, Manual, 1934, p. 304.

Exs. Бухгольц и Бондарцев, Гербарий русских грибов, № 115, sub *Uromyces trifolii-repentis* (Cast.) Liro; Schneider, Herbarium schles. Pilze, № 385, sub *Ur. apiculatus* (Lk.) Lév. Forma *Trifolii*; Sydow, Uredi-

neen, № 101, sub *Ur. Trifolii* (Hedw.); Savulescu, Herbarum Mycologicum Romanicum, № 924, sub *Ur. Trifolii* (Hedw. f.) Lév.

Спермогонии единичные или в группах среди эцидиев на листьях, черешках и прилистниках, но преимущественно вдоль главных жилок с нижней стороны листа, вначале светложелтые, затем грязно-желтые, колбовидные с шаровидным основанием, 118—120 μ высотой, 118—120 μ шириной, спермации 3 × 4 μ.

Эцидии вместе со спермогониями, обычно группами, чашевидные, 208 μ высотой, 208 μ шириной, перидий желтый, края неправильно зазубренные и слегка отогнутые; внешние стенки перидиальных клеток 2—5 μ толщиной, поперечно исчерченные, внутренние 1—1.6 μ толщиной, бородавчатые. Эцидиоспоры от шаровидных до эллипсоидных, часто округленно многогранные, 21—24 × 17—20 μ, оболочка желтая до бесцветной, бородавчатая, 1 μ толщиной.[1]

Рис. 3. *Uromyces trifolii-hybridi* Paul. Общий вид пораженной части стебля и листьев клевера шведского — *Trifolium hybridum* L. с уредокучками. (Натур. вел.; ориг.).

Уредокучки на стеблях, черешках, преимущественно на нижней поверхности пластинок листьев, удлиненные или округлые, рассеянные, довольно мелкие, на черешках и листьях более крупные и часто сливающиеся, вначале покрытые эпидермисом, затем голые, светлокоричневые. Уредоспоры от шаровидных до эллипсоидных, 20—30×20—30 μ; оболочка светлокоричневая, покрытая редкими тонкими шипиками, около 1.5 μ толщиной; ростковых пор 2—4, чаще 2, расположены экваториально.

Телейтокучки на тех же органах растения, что и уредокучки, коричневые, округлые или удлиненные, на стеблях часто сливающиеся, покрытые эпидермисом, позднее разрывающимся. Телейтоспоры шаровидные, эллипсоидные или грушевидные, 24—30 × 18—22 μ, чаще 27 × 21 μ, оболочка гладкая или с мало заметными, отдельно стоящими бородавками, светлокоричневая, 1—1.5 μ толщиной; над порой прорастания — маленький бесцветный сосочек; ножка бесцветная, легко отламывающаяся. (Рис. 3 и 4).

Примечание. По количеству проростковых пор в уредоспорах и других сходных морфологических данных ржавчину на *Trifolium hybridum* еще до последнего времени большинство микологов причисляют к *Uromyces trifolii-repentis* (Cast.) Liro. Мы считаем, что Пауль (Paul, 1917) совершенно обоснованно выделил ржавчину на *T. hybridum* в особый вид. Хотя количество пор в уредоспорах у ржавчины на *T. hybridum*

---

[1] Описание эцидиев приводится по Дэвису (Davis, 1924). Я эцидиев на *T. hybridum* не видела.

и соответствует *Ur. trifolii-repentis*, а также и другие морфологические признаки сближают эти виды, но биология развития их совершенно различна. Как показано ниже, *Ur. trifolii-hybridi* имеет полный цикл развития, причем в течение вегетационного периода образуется только один цикл, то есть телейтоспоры образуются только осенью, а эцидии — только весной, в то время как вид *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro хотя также имеет полный цикл развития, но в течение вегетационного периода образует несколько циклов, благодаря чему эцидио-, уредо- и телейтоспоры *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro можно обнаружить в течение всего вегетационного периода.

Ржавчина *Ur. trifolii-hybridi* Paul по морфологическим и биологическим признакам также очень близко стоит к *Ur. fallens* (Desm.) Kern, отличается главным образом меньшим количеством проростковых пор в уредоспорах.

Биология развития. Ржавчина *Uromyces trifolii-hybridi* Paul имеет полный цикл развития, происходящий на одном и том же виде клевера. В течение вегетационного периода развитие гриба на *Trifolium hybridum* L. происходит следующим образом. Эцидии появляются весной и развиваются, примерно, до июля. Дэвис (1917), наблюдавший за развитием эцидиальной стадии этого гриба, указывает, что вначале на листьях появляются желтые вздутые участки, на которых сначала развиваются спермогонии, а через 3—5 дней после спермогониев появляются эцидии.

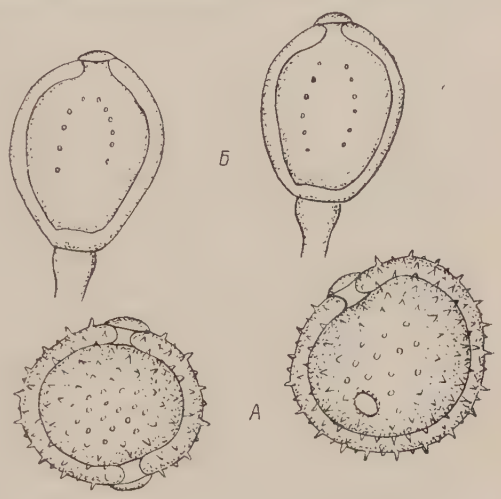


Рис. 4. *Uromyces trifolii-hybridi* Paul. *А* — уредоспоры; *Б* — телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

Развитие гриба в течение вегетационного периода происходит главным образом в стадии уредоспор. Появляются уредоспоры, повидимому, ранней весной (специальных наблюдений в этом отношении не имеется) и развиваются до поздней осени. В течение вегетационного периода уредоспоры образуют несколько генераций. Инкубационный период в среднем равен 10 дням. Благодаря короткому инкубационному периоду ржавчина при благоприятных условиях быстро распространяется по растению-хозяину. Телейтоспоры появляются осенью, с наступлением неблагоприятных условий для растения-хозяина. Кроме того, на плодоносящих растениях так же, как это наблюдалось у *Ur. fallens*, телейтоспоры образуются раньше, чем на неплодоносящих. Вначале телейтоспоры образуются в одних кучках с уредоспорами, а позднее образуют особые плодоношения.

Наличие полного цикла у *Ur. trifolii-hybridi* было установлено не сразу. Несмотря на то что эцидии на *T. hybridum* были обнаружены еще Роструп (Rostrup, 1886), а затем Лагерхеймом (Lagerheim, 1895), существование этой стадии долгое время считалось сомнительным. Лишь только после того, как Дэвис (1917) еще раз обнаружил эцидии и установил связь эцидиальной стадии с последующими, наличие полного цикла в развитии *Ur. trifolii-hybridi* перестало вызывать сомнения. Дэвис (1917,

1924) изучал способность к прорастанию эцидио-, уредо- и телейтоспор в течение года путем периодических сборов их в природе на *T. hybridum* и проращивания в лабораторных условиях, а также им изучался вопрос о влиянии температуры на прорастание всех споровых форм. Полученные Дэвисом результаты в отношении способности прорастания спор *Ur. trifolii-hybridi* в течение года совпали с результатами, полученными им же для *Ur. fallens*, а именно: эцидиоспоры, собранные в апреле, мае, июне и июле, давали хороший процент прорастания, причем более жизненными и активными оказались эцидиоспоры, созревшие в эцидиях первыми. Уредоспоры летом, в сухую погоду, прорастали на 50%, с наступлением похолодания процент прорастания увеличивался до момента падения температуры до —14° С. После перезимовки уредоспоры потеряли жизнеспособность. Телейтоспоры начали прорастать в январе. Максимальный процент проросших спор наблюдался во второй половине апреля. Первого июня телейтоспор, способных к прорастанию, не оказалось.

Влияние температуры на прорастание разных форм спор изучал Дэвис (1917, 1924). Он приводит следующие оптимум, минимум и максимум. Для эцидиоспор Дэвис дважды (1917 и 1924) приводит данные, которые не совпадают между собой: в одной работе (1917) он указывает, что оптимальной температурой для прорастания эцидиоспор является 14° С, минимальной 4° С и максимальной 22° С; в другой работе (1924) — оптимальная температура 18—20° С, минимальная 6° С и максимальная около 30° С. Для уредоспор (1924) оптимальная температура 19° С, минимальная 8° С и максимальная около 30° С, для телейтоспор (1924) оптимальная 17° С, минимальная 7° С и максимальная около 30° С. Образование же базидий наблюдалось при температуре в пределах 10—21° С, при этом оптимальной была температура 17° С. Следовательно, температурные границы, при которых происходит образование базидиоспор, у́же, нежели при прорастании телейтоспор.

Вопрос о перезимовке *Ur. trifolii-hybridi* мало изучен. Данные Дэвиса (1924) указывают на перезимовку гриба в стадии телейтоспор, уредоспоры в условиях Северной Америки зимовки не выдерживают. Я предполагаю, что перезимовка *Ur. trifolii-hybridi*, кроме телейтоспор, может происходить посредством эцидиомицелия, уредомицелия, не успевшего осенью образовать уредокучки, и мицелия, уже образовавшего осенью уредо- и телейтоспоры, но способного весной следующего года к новому росту вокруг старых споровых кучек, как наблюдалось у *Ur. fallens* (стр. 118—119); но это требует экспериментальной проверки.

Растения-хозяева и распространение. Судя по просмотренным мною гербарным образцам, *Uromyces trifolii-hybridi* Paul паразитирует на *Trifolium hybridum* L. и *T. fragiferum* L.

Из числа растений хозяев, не отмеченных мною при просмотре гербария, в литературе *Ur. trifolii-hybridi* указывается еще на *T. ochroleucum* (Kobel, 1921).

До настоящего времени ржавчину на *T. fragiferum* относили к виду *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro.

Анализируя имеющиеся в гербарии Отдела споровых растений БИН образцы ржавчины на *T. fragiferum*, определенные разными авторами как *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro, мы пришли к заключению, что эти образцы в действительности должны быть отнесены к *Ur. trifolii-hybridi* Paul, так как уредоспоры ржавчины на *T. fragiferum* хотя имеют 2, редко 4 ростковые поры, но развитие гриба происходит так же, как *Ur. trifolii-hybridi* (но не так, как *Ur. trifolii-repentis*). В гербарии имеются многочисленные образцы ржавчины на *T. fragiferum*, собранные в разное время

вегетационного периода, а именно — в мае, июне, июле, августе и сентябре. Ни в одном из образцов не имеется эцидиев. Телейтоспоры в кучках вместе с уредоспорами имеются только в образцах, собранных в конце августа (незначительный процент) и в сентябре. Во всех остальных образцах имеются в большом количестве только уредоспоры. Все это указывает, что ржавчина на *T. fragiferum*, так же как ржавчина на *T. hybridum*, хотя и имеют одинаковое количество ростковых пор в уредоспорах с *Ur. trifolii-repentis*, но биологически с ней различны.

В СССР *Ur. trifolii-hybridi* Paul имеет следующее распространение. На *T. hybridum* ржавчина обнаружена в Архангельской, Ленинградской, Смоленской, Калининской, Московской, Курской, Воронежской, Куйбышевской, Ворошиловградской областях и в УССР; на *T. fragiferum* — в Крымской, Астраханской, Ростовской, Ворошиловградской областях, УССР, Азербайджанской ССР и Сев.-Осетинской АССР.

Специализация. Специализацию *Uromyces trifolii-hybridi* Paul с *Trifolium hybridum* на разных видах клевера изучали Кобель (Kobel, 1921), Дэвис (Davis, 1924), и Мейнс (Mains, 1936). Степень заражения растений учитывалась только в опытах Мейнса.

В опытах Кобеля уредо- и телейтоспорами *Ur. trifolii-hybridi* были заражены растения, относящиеся к 28 видам клевера. Отрицательные результаты были получены для *T. repens* L., *T. pratense* L., *T. medium* L., *T. alpestre* L., *T. pannonicum* L., *T. resupinatum* L., *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll.), *T. tumens* Stev., *T. armenium* Willd. (*T. olympicum* Hornem.), *T. badium* Schreb., *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.) и *T. alexandrinum* L. Положительные — для *T. hybridum* L., *T. pallescens* Schreb., *T. Thalii* Vill., *T. montanum* L., *T. glomeratum* L., *T. alpinum* L., *T. fragiferum* L., *T. arvense* L., *T. incarnatum* L., *T. rubens* L., *T. angustifolium* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. maritimum* Huds. и *T. squarrosum* L.

Полученные отрицательные результаты в опытах Кобеля не имеют большой силы доказательства (как и в опытах с другими ржавчинами), так как в опытах по каждому виду клевера испытывалось очень небольшое количество растений, часто один экземпляр.

В опытах Дэвиса эцидио-, уредо- и телейтоспорами *Ur. trifolii-hybridi* были искусственно заражены растения *T. medium* L., *T. repens* L., *T. pratense* L., *T. incarnatum* L. и *T. hybridum* L. Положительные результаты были получены только для растения-хозяина (*T. hybridum*); для остальных — результаты отрицательные.

В опытах Мейнса было испытано большое количество видов клевера, из которых большинство уже изучалось Кобелем. Опыты проводились в двух штатах Сев. Америки: вначале в штате Индиана, а позднее, с теми же видами клевера, — в штате Мичиган. В опытах, произведенных в штате Индиана, испытывалось 22 вида клевера, из них *T. armenium*, *T. subterraneum* были представлены каждый двумя образцами, а *T. repens* — тремя образцами. В опытах в штате Мичиган испытывалось 25 видов клевера, среди которых двумя образцами были представлены *T. angustifolium*, *T. resupinatum* и *T. subterraneum*. Заражение растений производилось уредоспорами, собранными в тех же штатах. Методика опытов та же, что и в опытах с *Ur. fallens* (см. стр. 121).

В опытах, проведенных в штате Индиана, отрицательные результаты были получены для *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L.), *T. alpestre* L., *T. carolinianum* Michx., *T. dubium* Sibth., *T. medium* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. pannonicum* Jacq., *T. pratense* L., *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.), *T. repens* L. и *T. rubens* L. Положительные — для *T. alexan-*

drinum L., *T. angustifolium* L., *T. armenium* Willd., *T. arvense* L., *T. fragiferum* L., *T. glomeratum* L., *T. hybridum* L., *T. incarnatum* L., *T. parviflorum* Ehrh., *T. caucasicum* Tausch (*T. squarrosum* Bieb.) и *T. subterraneum* L. Кроме того, в опытах выявилось, что разные образцы *T. armenium* и *T. subterraneum* были неодинаково восприимчивы к ржавчине из штата Индиана. Особенно резкое различие наблюдалось у *T. armenium*, где растения одного образца оказались частью иммунными и частью в значительной степени устойчивыми, а растения другого образца оказались все умеренно восприимчивыми. Реакция растений в пределах одного образца у *T. alexandrinum*, *T. armenium*, *T. incarnatum* и *T. subterraneum* хотя и не резко, но колебалась.

В опытах, проведенных в штате Мичиган, отрицательные результаты были получены для *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L.), *T. alpestre* L., *T. armenium* Willd., *T. carolinianum* Michx., *T. dubium* Sibth., *T. fragiferum* L., *T. montanum* L., *T. pannonicum* Jacq., *T. pratense* L., *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.), *T. reflexum* L., *T. repens* L., *T. rubens* L., положительные результаты — для *T. alexandrinum* L., *T. angustifolium* L., *T. hybridum* L. (*T. elegans* Savi), *T. glomeratum* L., *T. parviflorum* Ehrh., *T. resupinatum* L., *T. caucasicum* Tausch (*T. squarrosum* M. B.), *T. subterraneum* L. Кроме того, в опытах *T. angustifolium*, *T. subterraneum* и *T. resupinatum*, выращенные каждый из двух разных образцов семян, оказались в неодинаковой степени восприимчивыми к ржавчине. Наиболее резкое различие наблюдалось в образцах *T. angustifolium* и *T. subterraneum*, а именно: растения одного образца *T. angustifolium* показали только наличие некротических пятен, а растения другого образца все оказались сильно восприимчивыми. Реакция растения одного образца *T. subterraneum* выразилась также в наличии некротических пятен, растения же другого образца были все умеренно восприимчивыми. Все подопытные растения *T. hybridum*, как в опытах в штате Индиана, так и в штате Мичиган, оказались сильно восприимчивыми.

Наши исследования по специализации ржавчины *Ur. trifolii-hybridi*, паразитирующей на *T. hybridum*, проводились также на значительном количестве видов клевера. Заражение растений было произведено образцом ржавчины (уредоспорами) из окрестностей станции Александровская Ленинградской области. Опыты проводились в оранжерее. Всех результатов, полученных в опыте, мы не приводим здесь по той причине, что большинство видов клеверов плохо переносили оранжерейные условия, а потому полученные отрицательные результаты не могут иметь большой силы доказательства. По той же причине нельзя придавать значения различию в силе поражения подопытных растений. Чтобы не вводить путаницы, приводим только полученные положительные результаты, не указывая при этом степени поражения.

Положительные результаты в наших опытах были получены для *T. hybridum*, *T. glomeratum*, *T. resupinatum*, *T. angustifolium*, *T. maritimum*, *T. lupinaster*, *T. spummosum*, *T. tomentosum*, *T. scabrum*. Виды *T. spummosum*, *T. tomentosum* и *T. scabrum* были исследованы впервые.

Сравнивая полученные разными исследователями результаты в отношении заражаемости испытанных в разных опытах видов клевера, мы видим, что в некоторых случаях они не совпадают. Так, подопытные растения *T. montanum* в какой-то степени заразились в опытах Кобеля и наших, но не заразились в опытах Мейнса. Растения из семян одного сбора *T. resupinatum* в целом были значительно устойчивыми в опытах Мейнса, а растения из семян другого сбора вовсе не заразились. Также совсем не заразились растения в опытах Кобеля. В опытах с растениями,

относящимися к *T. armenium*, были получены следующие результаты. В опытах Мейнса в штате Индиана растения из семян одного сбора в целом были значительно устойчивыми, в то время как растения из семян другого сбора были умеренно восприимчивыми и совсем не заразились в опытах Мейнса в штате Мичиган и в опытах Кобеля.

Растения *T. lupinaster* в какой-то степени заразились в наших опытах, но совсем не заразились в опытах Мейнса. Растения *T. incarnatum* в какой-то степени заразились в опыте Кобеля, значительно устойчивыми были в опытах Мейнса, проведенных в штате Индиана, но совсем не заразились в его же опытах в штате Мичиган. Растения, относящиеся к *T. rubens* и *T. ochroleucum*, в какой-то степени заразились в опытах Кобеля, но не заразились в опытах Мейнса. Растения *T. alexandrinum* в опытах Мейнса в целом были значительно устойчивыми, но совсем не заразились в опытах Кобеля.

Из вышеизложенного следует, что в разных опытах с ржавчиной *Ur. trifolii-hybridi* Paul с *T. hybridum* были искусственно заражены растения, относящиеся к 32 видам рода *Trifolium*.

Руководствуясь теми же установками, которые были высказаны в отношении *Ur. fallens* (стр. 128), можно сделать заключение о степени восприимчивости к *Ur. trifolii-hybridi* только некоторых испытанных видов клевера.

Так, *T. repens* L., *T. medium* L., *T. alpestre* L. и *T. pratense* L. можно считать иммунными видами, в значительной степени устойчивыми — *T. armenium* Willd. (*T. olympicum* Hornem.), умеренно устойчивым — *T. subterraneum* L., умеренно восприимчивым — *T. angustifolium* L., сильно восприимчивым — *T. hybridum* L. (*T. elegans* Savi). В отношении видов *T. lupinaster* L., *T. montanum* L., *T. parviflorum* Ehrh., *T. glomeratum* L., *T. spummosum* L., *T. maritimum* Huds., *T. resupinatum* L., *T. tomentosum* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. squarrosum* L., *T. scabrum* L., *T. alexandrinum* L., *T. arvense* L., *T. pallescens* Schreb., *T. Thalii* Vill., *T. fragiferum* L., *T. alpinum* L., *T. incarnatum* L., *T. rubens* L., *T. caucasicum* Tausch (*T. squarrosum* M. B.) имеются данные о заражаемости их ржавчиной *Ur. trifolii-hybridi*, но этих данных недостаточно, чтобы вывести заключение о степени их восприимчивости.

В отношении *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.), *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll.), *T. carolinianum* Michx, *T. tumens* Stev., *T. badium* Schreb., *T. reflexum* L., *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.) и *T. pannonicum* Jacq. имеются отрицательные данные, но их недостаточно, чтобы указанные виды считать иммунными.

Вредоносность и меры борьбы. Специально вопросами вредоносности *Uromyces trifolii-hybridi*, а также мерами борьбы с этой ржавчиной никто не занимался.

Поскольку развитие ржавчины *Ur. trifolii-hybridi* очень близко к развитию ржавчины *Ur. fallens*, а также близки между собой по развитию растения-хозяева *Trifolium hybridum* и *T. pratense*, то можно предполагать, что и вред, причиняемый *T. hybridum* ржавчиной *Ur. trifolii-hybridi*, близок к тому, который, по имеющимся данным, *Ur. fallens* наносит *T. pratense* (см. стр. 129).

Опыты по изучению специализации *Ur. trifolii-hybridi* показали, что растения *T. hybridum*, а также и ряд других заразившихся в опытах видов клевера, неодинаково реагировали на заражение ржавчиной. Это указывает на возможность выведения сортов *T. hybridum* и других хозяйственно важных видов клевера, устойчивых против ржавчины *Ur. trifolii-hybridi*, путем отбора иммунных растений.

Uromyces Trifolii-repentis (Cast.) Liro.

Liro, Acta Soc. Fenn., XXIX, 6, 1906, p. 11; Ured Fenn., 1908, p. 94. Sydow, Monogr., 1910, p. 131; Klebahn, Kryptog-Fl. M. Brand., Va, p. 225; Kobel, Centralbl. f. Bact., 2, 52, 1921, p. 219; Davis, Mycologia, XIV, 5, 1924, p. 218; Траншель, Обзор ржавч. грибов СССР, 1939, стр. 251.

Syn. *Uredo Fabae* ββ *Trifolii* Albertini et Schweinitz, Consp. Fung., 1905, p. 127. — *Uredo apiculata* α *Trifolii* Strauss, Ann. Wetter. Geselsch., 1811, p. 97 (p. p.). — *Aecidium Trifolii-repentis* Castagne, Observ. I, 1884, p. 33. — *Caeoma apiculosum* Link, Spec. Plant., 1825, p. 32 (p. p.). — *Uromyces apiculata* (Str.) Léveillé, Ann. Sc. Nat., 3, VIII, 1847, p. 371 (p.p.).— *Ur. Trifolii* Fuckel, Symb. Myc., 1869, p. 63 (p. p.). — *Ur. Trifolii* (Alb. et Schw.) Winter in Rabenh. Krypt.-Fl., 1884, p. 159 (p. p.). — *Ur. Trifolii* (Hedw.) Lév. non sensu Hedwig Fung. ined. t. 18 in de Candolle, Fl. Fr. II, 1805, p. 225, sub *Puccinia trifolii*; Schröter, Krypt.-Fl. Schles., 1889, p. 301 (p. p.); Kern, Phytopath. I, 1911, p. 6. — *Nigredo trifolii* (Hedw. f.) Arthur, N. Amer. Fl., VII, 1916, p. 255. — *Uromyces trifolii trifolii-repentis* (Liro) Arthur, Manual, 1934, p. 304.

Exs. Petrak, Flora Bohem. et Morav. exs., № 439/в; Lindell et Nannfeldt, Fungi exs. Suec. praes. Upsal, № 846; Savulesku, Herb. Myc. Romanicum, № 922; Sydow, Uredineen, № 357, sub *Ur. Trifolii* (Hedw.), № 2759, sub *Ur. minor* Schröt.; Rabenhorst. Winter, Fungi Europ., № 3013, sub *Ur. Trifolii* (Alb. et Schw.); Briosi i Cavara, Fungi paras. del. pian. col. utili, № 208, sub. *Ur. Trifolii* (Alb. et Schw.) Winter; Klotzsch, Herb. Myc., № 1994, sub *Aecidium Trifolii-repentis* Cast.

Спермогонии единичные или собранные в небольшие группы, медово-желтые, овальные до круглых 134—154 μ высотой, 115—130 μ шириной. Спермоции 2—2.5 × 2.5—3.5 μ.

Эцидии на листовых пластинках, но преимущественно на черешках и главных жилках нижней стороны листьев, скученные часто в довольно большие группы и вызывающие искривление черешков, чашевидные, 210—230 μ высотой, 230—260 μ шириной. Перидий бледножелтый, впоследствии темнеющий, с тонко изорванным, отогнутым краем; клетки перидия неправильно кубовидные или с неправильным 6-гранным очертанием, 24—25 × 15—20 μ, внешние стенки тонко поперечно исчерченные, 4—5 μ толщиной, по Дэвису 2.4—4.8 μ, внутренние стенки грубо бородавчатые, около 3 μ толщиной, по Дэвису 1—2 μ. Эцидиоспоры шаровидные до эллипсоидных, часто округленно многогранные, 16—20 × 15—18 μ, по Дэвису 16—24 × 20—30 μ; оболочка очень тонко бородавчатая, около 1 μ толщиной.

Уредокучки, в которых очень быстро развиваются телейтоспоры, на листьях и черешках преимущественно с нижней стороны листьев, очень мелкие, круглые или эллипсоидные, рано оголяющиеся, светлокоричневые. Уредоспоры шаровидные или несколько эллипсоидные, 20—25 × × 17—23 μ, по Дэвису 15—27 × 15—28 μ: оболочка желтая, усаженная сравнительно редкими, тонкими шипиками и снабженная 2—4, чаще 2 экваториально расположенными ростковыми порами. Телейтоспоры почти шаровидные, реже эллипсоидные, иногда несколько неправильного очертания, 21—27 × 18—21 μ, чаще 24 × 21 μ, по Дэвису 17—32 × × 13—28 μ; оболочка гладкая или с немногочисленными малозаметными бородавками, желто-коричневая, 1.5—2 μ толщиной. Над порой прорастания — маленький бесцветный сосочек. Ножка бесцветная, нитевидная, равная длине споры, легко отпадающая. (Рис. 5 и 6).

Примечание. На *T. repens*, кроме *Ur. trifolii-repentis*, паразитируют еще два вида ржавчинных грибов, а именно: *Ur. flectens*

Lagerh. и *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots., от которых *Ur. trifolii-repentis* отличается циклом развития, характером поражения, а также небольшим отклонением в размерах телейтоспор.

Морфологически *Ur. trifolii-repentis* почти не различим с *Ur. trifolii-hybridi* Paul, но резко отличается от него биологией развития (см. стр. 133).

Биология развития. Ржавчина *Uromyces trifolii-repentis* (Cast.) Liro имеет полный цикл развития. Но у этого вида эцидии и кучки уредо- и телейтоспор развиваются повторно в течение всего вегетационного периода, т. е. эцидии развиваются не только весной, а телейтоспоры

Рис. 5. *Uromyces trifolii-repentis* (Cast.) Liro. Общий вид пораженных листьев клевера белого — *Trifolium repens* L. *А* — лист с эцидиями; *Б* — лист с эцидиями и кучками уредо- и телейтоспор; *В* — лист с кучками уредо- и телейтоспор. (Натур. вел.; ориг.).

не только осенью, как это наблюдается у других видов с полным циклом развития, например у *Ur. fallens* (Desm.) Kern. Поэтому все стадии *Ur. trifolii-repentis* можно обнаружить одновременно на разных отрезках вегетационного периода и часто на одном и том же экземпляре хозяина. Однако как происходит развитие гриба, полностью не выяснено.

Первые эцидии на *Trifolium repens* L. отмечены Дэвисом (Davis, 1924) в апреле. В дальнейшем эцидии наблюдались им в течение всего года, кроме января, февраля и марта. Эцидиоспоры в опытах Дэвиса, собираемые в течение лета (которое не было засушливым) и осени, прорастали в среднем на 10%, в ноябре после дождя количество проросших спор увеличилось до 14%. Позднее, с наступлением суровой погоды, эцидиоспоры потеряли жизнеспособность. Появление в природе первых уредо- и телейтоспор не зафиксировано, так как этим вопросом специально никто не занимался. Лиро (Liro, 1906) собирал их на *T. repens* для своих опытов 5 июня; наиболее ранние образцы в нашем гербарии относятся к 13 июня. Уредо- и телейтоспоры появляются почти одновременно

в одних и тех же споровых кучках. В исследованном мною образце *Ur. trifolii-repentis* на *T. repens*, собранном 13 июня в окрестностях Саратова, в еще прикрытых эпидермисом споровых кучках хотя и преобладали уредоспоры, но уже имелись единичные телейтоспоры. На том же самом образце процент телейтоспор в кучках увеличивался в зависимости от степени их старения.

Дэвис указывает, что в его опытах уредоспоры, собираемые на *T. repens* в течение сухого лета, прорастали на 50%; с наступлением прохладного времени, в октябре, количество проросших спор увеличилось и в середине ноября достигло 65%; в начале декабря, после падения температуры до —14°, процент проросших уредоспор понизился, а в феврале уредоспоры потеряли жизнеспособность. Телейтоспоры, по наблюдениям Кобеля и Дэвиса, прорастали в течение всего года, наибольший процент проросших спор наблюдался в феврале или марте. Телейтоспоры не потеряли способности к прорастанию после перезимовки.

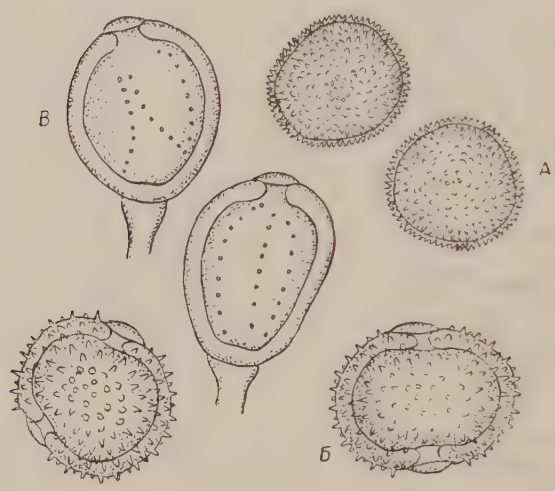


Рис. 6. *Uromyces trifolii-repentis* (Cast.) Liro. *А* — эцидиоспоры; *Б* — уредоспоры; *В* — телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

Лиро на основании своих опытов пришел к выводу, что развитие *Ur. trifolii-repentis* в течение вегетационного периода происходит следующим образом. Эцидии, прорастая, дают, с одной стороны, новое поколение эцидиев (самовоспроизведение эцидиев), с другой стороны, поколение уредо- и телейтоспор. Уредоспоры, прорастая, дают новое поколение уредо- и телейтоспор. Телейтоспоры дают эцидии. Таким образом, по Лиро, у *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro в течение вегетационного периода образуется несколько циклов развития и, кроме того, происходит самовоспроизведение эцидиев и уредокучек. Опыты Лиро состояли в следующем. Различные растения *T. repens* были искусственно заражены 5/VI разными формами спор, а именно телейтоспорами (опыты №№ 77 и 78), уредоспорами (опыты №№ 79 и 80) и эцидиоспорами (опыты №№ 81, 82, 83). В работе приводятся результаты опытов только на 4 сентября, т. е. через три месяца после искусственного заражения. 4 сентября, в результате заражения растений эцидиоспорами, в опытах №№ 81 и 82 были обнаружены эцидио-, уредо- и телейтоспоры, а в опыте 83 — только уредо- и телейтоспоры. В результате заражения растений уредоспорами в обоих опытах (№№ 79 и 80) оказались уредо- и телейтоспоры. В опытах №№ 77 и 78, при заражении растений телейтоспорами, оказались эцидио-, уредо- и телейтоспоры. Кобель (Kobel, 1921) возражает против данных Лиро в отношении образования ржавчиной *Ur. trifolii-repentis* повторных эцидиев. Кобель считает, что эцидии в течение вегетационного периода образуются только в результате способности телейтоспор *Ur. trifolii-repentis* прорастать вскоре после своего образования. Кобель указывает, что,

по его наблюдениям, в природе эцидии в течение всего вегетационного периода сопровождаются спермогониями, что возможно только в результате заражения растения-хозяина телейтоспорами. Наличие всех споровых форм в течение вегетационного периода у *Ur. trifolii-repentis* Кобель объясняет тем, что у этого вида ржавчины образуется несколько циклов развития.

Мы считаем, что на основании опытов Лиро, а также наблюдений Кобеля невозможно сделать правильное заключение о существовании у этого вида саморепродукции эцидиев по следующим причинам. В работе Лиро не указывается, проводились ли автором наблюдения за развитием гриба периодически. Судя по содержанию работы, проводился только учет результатов опытов на 4 сентября, т. е. через три месяца после постановки опытов. Срок в три месяца настолько велик, что за это время могло произойти развитие не одного цикла, а нескольких, в частности, эцидии в опытах №№ 81 и 82 могли быть также результатом повторного заражения растений вновь образовавшимися телейтоспорами, а не только эцидиями, как полагает Лиро. К сожалению, Лиро также не указывает, как им проводились опыты с уредо- и телейтоспорами, поскольку в споровых кучках уредо- и телейтоспоры всегда находятся в смеси. У Кобеля было также недостаточно данных, чтобы вывести свое заключение. Кобелю могли случайно попасться такие эцидии, которые образовались в результате прорастания телейтоспор, а не в результате саморепродукции.

Влияние температуры на прорастание эцидио-, уредо- и телейтоспор изучалось Ховель (Howell, 1890) и Дэвисом (Davis, 1924). Прорастание эцидиоспор, по данным указанных авторов, происходит при температуре в пределах 6—30° С. Оптимальной температурой является 15—20° С. Ховель указывает, что прорастание эцидиоспор при оптимальной температуре в капле воды начинается через 1—3 часа после начала опыта. Прорастание уредоспор, по данным тех же авторов, наблюдается при температуре от 7 до 30° С. Оптимальной температурой является 19° С. Уредоспоры, по данным Ховель, в капле воды начинают прорастать также очень быстро — при оптимальной температуре через 1½—3 часа.

Относительно температурных условий для прорастания телейтоспор имеются только данные Дэвиса, который указывает, что прорастание их возможно в пределах от 7 до 30° С. Оптимальной температурой является 17° С. Кобель указывает, что в капле воды в лабораторных условиях телейтоспоры начинают прорастать через 4—6 дней.

Специальных исследований в отношении способов перезимовки *Ur. trifolii-repentis* не проводилось. По данным Кобеля и Дэвиса, перезимовка этого вида ржавчины происходит посредством телейтоспор; уредоспоры и эцидиоспоры (в условиях Северной Америки) перезимовки не выдерживают.

Растения-хозяева и распространение. Судя по просмотренным мною гербарным образцам, *Uromyces trifolii-repentis* (Cast.) Liro паразитирует на *Trifolium repens* L., *T. tumens* Stev. и *T. incarnatum* L.

Из числа растений-хозяев, не отмеченных мною при просмотре гербария, в литературе *Ur. trifolii-repentis* указывается еще на *T. resupinatum* L. (*T. suaveolens* Willd.) (Траншель, 1939).

Траншель и ряд других авторов в качестве растений-хозяев для *Ur. trifolii-repentis* приводят также *Trifolium hybridum* L. и *T. fragiferum* L., так как они ржавчину на указанных видах клевера относят к виду *Ur. trifolii-repentis*. Я же считаю, как указывалось выше (стр. 132), *Ur. trifolii-hybridi* Paul самостоятельным видом, к которому отношу также

ржавчину и на *T. fragiferum*, морфологически и биологически одинаковую с *Ur. trifolii-hybridi* на *T. hybridum* (стр. 152).

В СССР *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro имеет следующее распространение. На *T. repens* отмечена почти повсюду в местах его произрастания; на *T. tumens* — в Азербайджанской ССР (Кусары); на *T. resupinatum* — в Азербайджанской ССР (Кумбаши) и в Узбекской ССР (Гузар).

Специализация. Специализацию ржавчины *Uromyces trifolii-repentis* (Cast.) Liro с *Trifolium repens* L. по отношению к разным видам клевера изучали Лиро (Liro, 1906), Кобель (Kobel, 1921), Дэвис (Davis, 1924) и Мейнс (Mains, 1936).[1] Степень заражения растений учитывалась только в опытах Мейнса.

Лиро и Дэвис искусственно заражали растения *T. repens* L., *T. hybridum* L. и *T. pratense* L. Положительные результаты в опытах обоих авторов были получены только для *T. repens*.

В опытах Кобеля испытывались 26 видов клевера. Отрицательные результаты были получены для *T. pratense* L., *T. medium* L., *T. campestre* Schreb., *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Pall.), *T. badium* Schreb., *T. glomeratum* L., *T. arvense* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. pannonicum* L., *T. maritimum* Huds, положительные — для *T. hybridum* L., *T. pallescens* Schreb., *T. repens* L., *T. Thalii* Vill., *T. montanum* L., *T. alpinum* L., *T. fragiferum* L., *T. tumens* Stev., *T. angustifolium* L., *T. armenium* Willd. (*T. olympicum* Hornem.), *T. alexandrinum* L., *T. incarnatum* L., *T. rubens* L. и *T. alpestre* L.

Хотя *T. olympicum* Hornem. является синонимом *T. armenium* Willd., Кобель приводит эти виды как самостоятельные, причем в его опытах при заражении ржавчиной растений, относящихся к *T. armenium*, результаты были получены положительные, а при заражении *T. olympicum* — отрицательные. Однако такое колебание вполне понятно, и с таким явлением мы нередко сталкиваемся в опытах с разными образцами заведомо одного и того же вида клевера (см. табл. 2 и 3). Кроме того, отрицательные результаты, полученные в опытах Кобеля, вообще мало доказательны, поскольку он по большинству видов клевера подвергал заражению 1—2 экземпляра.

В опытах Мейнса были испытаны 26 видов клевера, из которых большинство уже испытывалось в опытах Кобеля. Виды *T. armenium*, *T. subterraneum*, *T. parviflorum* и *T. glomeratum* были представлены в опытах двумя образцами, *T. resupinatum* тремя, а *T. repens* — четырнадцатью. Опыты проводились в штате Индиана.

Отрицательные результаты были получены для *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L.), *T. alpestre* L., *T. angustifolium* L., *T. armenium* Willd., *T. arvense* L., *T. carolinianum* Michx., *T. dubium* Sibth., *T. fragiferum* L., *T. hybridum* (*T. elegans* Savi), *T. medium* L., *T. montanum* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. pannonicum* Jacq., *T. pratense* L., *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.), *T. reflexum* L., *T. rubens* L. и *T. subterraneum* L., положительные — для *T. alexandrinum* L., *T. glomeratum* L., *T. incarnatum* L., *T. parviflorum* Ehrh., *T. repens* L., *T. resupinatum* L. и *T. caucasicum* Tausch. (*T. squarrosum* Bieb.). При этом выявилось, что растения разных образцов *T. repens* и *T. resupinatum* были неодинаково восприимчивы к ржавчине из штата Индиана. Растения одного образца *T. resupinatum*

---

[1] В опытах Лиро, Дэвиса и Кобеля заражение растений производилось эцидиоспорами и смесью уредо- и телейтоспор. Какими формами спор производилось заражение в опытах Мейнса, не указывается.

были очень восприимчивыми к ржавчине, растения двух других образцов — очень устойчивыми. В отношении *T. repens* Мейнс приводит следующие данные. «Три штамма после заражения обнаружили очень мало или никаких признаков инфекции. У пяти штаммов разница была значительнее. На некоторых растениях развилось небольшое число уредокучек, очень восприимчивых растений не наблюдалось. Большинство растений шести штаммов оказалось очень восприимчивым. Однако небольшая часть растений этих штаммов была более или менее устойчива» (стр. 133). Реакция растений в пределах одного образца колебалась незначительно у *T. glomeratum* и *T. squarrosum* и резко у *T. incarnatum* и *T. repens*. В опытах Мейнса подопытные растения *T. glomeratum* и *T. parviflorum* оказались более восприимчивыми к ржавчине *Ur. trifolii-repentis*, чем растения *T. repens*, который является растением-хозяином этой ржавчины.

Сравнивая полученные разными исследователями данные о заражаемости ржавчиной *Ur. trifolii-repentis* видов клевера, мы видим, что в отношении некоторых видов они не совпадают. Так, *T. hybridum* L., *T. montanum* L., *T. fragiferum* L., *T. rubens* L., *T. alpestre* L., *T. angustifolium* L. и *T. armenicum* Willd, в какой-то степени заразились в опытах Кобеля, но совсем не заразились в опытах Мейнса, а *T. hybridum* не заразился также и в опытах Дэвиса и Лиро.

Из вышеизложенного следует, что в разных опытах ржавчиной *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro искусственно были заражены растения, относящиеся к 29 видам клевера. Имеющихся данных недостаточно, чтобы сделать выводы о степени восприимчивости испытанных видов. Можно лишь констатировать следующее.

В отношении видов *T. alexandrinum* L., *T. alpestre* L., *T. angustifolium* L., *T. armenium* Willd. (*T. olympicum* Hornem.), *T. fragiferum* L., *T. glomeratum* L., *T. hybridum* L. (*T. elegans* Savi), *T. incarnatum* L., *T. montanum* L., *T. parviflorum* Ehrh., *T. repens* L., *T. resupinatum* L., *T. sqarrosum* L., *T. pallescens* Schreb., *T. Thalii* Vill., *T. alpinum* L., *T. tumens* Stev., *T. rubens* L., *T. caucasicum* Tausch (*T. squarrosum* M. B.) имеются данные о заражаемости их ржавчиной *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro с *T. repens*, но этих данных недостаточно, чтобы сделать выводы о степени их восприимчивости к этой ржавчине.

В отношении видов *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll.), *T. arvense* L., *T. carolinianum* Michx, *T. dubium* Sibth, *T. medium* L., *T. ochroleucum* Huds, *T. pannonicum* Jacq., *T. pratense* L., *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.), *T. refexum* L., *T. subterraneum* L., *T. badium* Schreb., *T. maritimum* Huds. имеются данные о незаражаемости их ржавчиной *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro с *T. repens*, но этих данных недостаточно, чтобы считать указанные виды иммунными к этой ржавчине.

Вредоносность и меры борьбы. Вредоносность ржавчины *Uromyces trifolii-repentis* (Cast.) Liro никем не изучалась, а также не разрабатывались меры борьбы. Наиболее эффективным средством борьбы с ржавчиной безусловно является выведение устойчивых сортов. Данные опытов по специализации указывают на возможность выведения устойчивых сортов *T. repens* и других хозяйственно важных видов клевера, поражающихся этой ржавчиной, путем отбора иммунных растений.

Ur. flectens Lagerh.

Lagerheim, Svensk Bot. Tidsk., III, 1909, p. 36; Sydow, Monogr. II, 1910, p. 360; Klebahn, Krypt.-Fl. M. Brand., Va, 1914, p. 227; Kobel, Centralbl. f. Bakt., 2, 52, 1921, p. 221.

Syn. ? *Puccinia trifolii* Hedw. f. Fung. ined., t. 18, in De Candolle, Flora Franc., II, 1805, p. 225. — ? *Uredo trifolii* (Hedw.) DC., Encycl. Bot., VIII, 1808, p. 223. — ? *Caeoma apiculosum* Link, Spec. Plant., 1825, p. 32 (p. p.). — ? *C. Trifolii* Schlechtendal, Linnaea, I, 1826, p. 604. — ? *Uromyces Trifolii* (DC.) Léveillé, Annal. Sc. Nat., 3, VIII, 1847, p. 371. — *Ur. Trifolii* (Alb. et Schw.) Winter in Rabenh. Krypt.-Fl., I, 1884, p. 159 (p. p.). — *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots. sensu Tranzschel, Траншель, Обзор ржавч. грибов СССР, 1939, стр. 253.

Exs. Неводовский, Грибы России, вып. I, № 12; California Fungi, № 175; Sydow, Uredineen, № 809, sub *Uromyces Trifolii* (Alb. et Schw.) Wint., № 2454; Sydow, Mycotheca germanica, № 1453; Desmazieres, Pl.

Рис. 7. *Uromyces flectens* Lagerh. Общий вид пораженных листьев клевера белого — *Trifolium repens* L. с телейтокучками. (Натур. вел.; ориг.).

Crypt. d. Nord de la France, VI, № 276, sub *Uredo apiculosa*, var. *Trifolii*; Thumen, Fungi austriaci, № 231, sub *Uromyces Trifolii* Fckl. f. *Trifolii-repentis*; Schneider, Herbarum Schles. Pilze, № 384, sub *Ur. apiculatus* (Lk.) Lév. Forma: *Trifolii*. Teleutosporen-form.

Телейтокучки на стеблях и листьях, особенно на черешках и главных жилках, от округлых, довольно крупных на пластинках листьев до удлиненных, очень крупных — до 1 см длиной — на черешках и главных жилках, долго прикрытых сероватым пузыревидно вздутым эпидермисом, позднее голые, окруженные остатками эпидермиса, темнокоричневые. Телейтоспоры от неправильно шаровидных до эллипсоидных, 23—30×18—21 μ, большей частью 24—27×18 μ; оболочка гладкая или усаженная малозаметными бородавками, каштаново-желтая, 1.5 μ толщиной. Над порой прорастания — маленький бесцветный сосочек. Ножка бесцветная, легко отламывающаяся.

Этот вид выделяется крупными телейтокучками, вызывающими искривления черешков листьев (рис. 7, 8).

Примечание. *Ur. flectens* Lagerh. смешивают с *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots., паразитирующим также на *T. repens* (стр. 156), с которым *Ur. flectens* имеет большое сходство в отношении морфологии телейтоспор, а также характера поражения телейтокучками, но отличается от него отсутствием в цикле развития спермогониев и эцидиев. На *T. repens*, кроме *Ur. flectens* Lagerh. и *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots., паразитирует еще один вид ржавчины — *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro (стр. 138), от которого описываемый вид отличается циклом развития, характером поражения растения-хозяина, а также в массе более тонкостенными и более длинными телейтоспорами.

Я предполагаю, что вид *Ur. trifolii* (Hedw. f.) Lév., описанный впервые как *Puccinia trifolii* Hedw. f. (De Candolle, 1805), является синонимом *Ur. flectens* Lagerh. Вместе с тем, под наименованием *Ur. trifolii* (Hedw. f.) Lév. еще до сего времени неправильно приводится ржавчина красного клевера (см. примечание к *Ur. fallens*).

Гедвиг (Hedwig) в своей работе «Descriptio et Adumbratio Microscopico-analytica Fungorum» описал ряд новых видов ржавчинных грибов, в том числе и *Puccinia Trifolii*, но эта работа опубликована не была. Виды Гедвига были опубликованы Декандолем во «Flore Française», вышедшей в 1805 г. и дополнительно в 1815 г.[1]

Вид *Puccinia trifolii* Декандоль приводит со следующим описанием. «604 Puccinie des trefles. *Puccinia trifolii*.

Puccinia trifolii Hedw. f. «Fung. ined. t. 18.

Trifolium repentis
Trifolium filiformis
Trifolium hybridi.

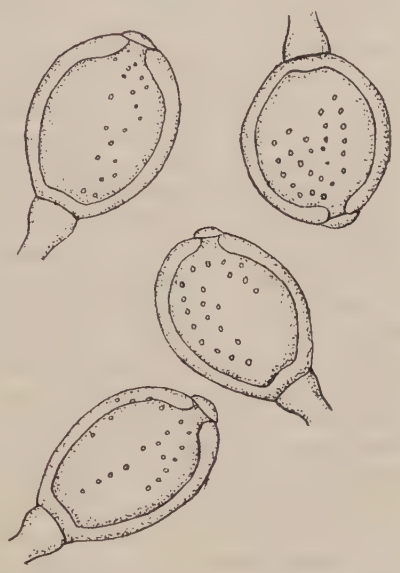


Рис. 8. *Uromyces flectens* Lagerh. Телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

Этот вид промежуточный между *Puccinia* и *Uredo*. Он поражает стебель, черешки, жилки и обе поверхности листьев, вздувает, уродует, изгибает органы, на которых он растет и мешает развитию цветов. Его пятна продолговатые или неправильные, окруженные остатками разорванного эпидермиса. Пыль буро-рыжего цвета, состоящая из овальных шариков, держащихся на чрезвычайно короткой ножке, которая иногда отпадает. Я нашел этот вид на тенистом лугу. Этот вид растет на клевере ползучем, нитевидном и гибридном» (Flore française, II, 1805, стр. 225).

Хотя в этом диагнозе нет микроскопических данных, но приведенное макроскопическое описание, а именно указание, что гриб поражает

[1] При описании того или другого вида Гедвига Декандоль делал очень неясную ссылку: «Hedw. f. Fungi ined.»; кроме того, здесь же приводился номер таблицы, на которой изображен рисунок этого вида. Благодаря такой ссылке, не были известны ни автор, ни заглавие работы, из которой Декандоль опубликовал большое количество видов ржавчинных грибов, и только Артюру (Arthur, 1904), заинтересовавшемуся этой неопубликованной работой, удалось установить, что автором ее является D. Romano Adolpho Hedwigo (сын знаменитого бриолога, отсюда Hedw. f., т. е. сын Гедвига) и что название этой работы «Descriptio et adumbratio microscopico-analytica Fungorum Aliarumque plantarum cryptogamicarum ad eorum familiam pertinentium».

стебли, черешки и жилки листьев, которые под его влиянием вздуваются и искривляются, позволяет считать, что *Ur. trifolii* (Hedw. f.) Lév. (*Puccinia trifolii* Hedw. f.) из всех описанных видов ржавчин на клевере ближе всего стоит к *Ur. flectens* Lagerh., для которого указанные макроскопические признаки являются весьма характерными. Однако приведение таких растений-хозяев, как *T. hybridum* и *T. filiforme*, на которых *Ur. flectens* не паразитирует, а главное, недоступность рисунка Гедвига, на который ссылается Декандоль, не позволяет с уверенностью утверждать это и, следовательно, восстановить первое наименование этого гриба.

Керн (Kern, 1911) считал, что вид *Ur. trifolii* (Hedw. f.) Lév. является синонимом *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro. На этом основании он переименовал *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro в *Uromyces trifolii* (Hedw. f.) Lév. Но, как показывает приведенный диагноз Гедвига, это было сделано ошибочно и совершенно справедливо не было принято микологами. Кучки уредо- и телейтоспор *Ur. trifolii-repentis* пузыревидно не вздуваются, они обычно очень мелкие и никогда не поражают жилок листьев: кроме того, черешки листьев, пораженные кучками уредо- и телейтоспор, не искривляются, они искривляются лишь под влиянием эцидиев.

Биология развития. Ржавчина *Uromyces flectens* Lagerh. в цикле своего развития имеет только телейтоспоры, которые появляются ранней весной и обнаруживаются до поздней осени.

Шретер (Schröter, 1883), наблюдая за развитием ржавчины *Ur. flectens* на *Trifolium repens* L., пришел к выводу, что этот гриб имеет многолетний мицелий. Он пишет: «Наблюдаемое растение я взял в комнату в октябре месяце, оно тогда уже несло телейтокучки и продолжало развивать их всю зиму до следующего лета. Каждый новый листочек имел с момента появления черные, пузырчато выступающие кучки спор на черешках, особенно на соединении листочков с черешками и на обратной стороне листочков, на средних жилках. Черешки и листочки в результате этого были сильно изогнуты и многократно искривлены» (стр. 88).

Кобель (Kobel, 1921) также считает, что ржавчина *Ur. fallens* на *T. repens* имеет многолетний мицелий. Он выкопал осенью растение *T. repens*, сильно пораженное этой ржавчиной, и взял его для наблюдения в комнату. Вначале, указывает Кобель, на каждом молодом листочке наблюдались телейтокучки. Весной, когда растение было вынесено на открытый воздух, вновь образующиеся листья уже не несли кучек телейтоспор. Отсутствие поражения весенних листьев Кобель объясняет тем, что растение *T. repens*, находясь зимой в комнате, где было недостаточно света, сделалось этилированным и вследствие этого гриб, находящийся в растении, погиб. Дальше Кобель указывает, что при микроскопическом анализе срезов пораженного растения *T. repens* ржавчиной *Ur. flectens* он находил мицелий в корнях и почках растения, что указывает на наличие у *Ur. flectens* многолетнего мицелия. Кроме того, опыты Кобеля показали, что телейтоспоры *Ur. flectens* способны не только прорастать в течение вегетационного периода, а также сохранять способность к прорастанию после перезимовки в естественных условиях.

Наши наблюдения за развитием гриба в природе показали, что заражение каждого вновь образующегося листа у пораженных растений *T. repens* не является обязательным.

Противоречивые данные в отношении развития ржавчины *Ur. flectens* в течение вегетационного периода послужили причиной более детального изучения как развития гриба в вегетационный период, так и способов его перезимовки. Кроме того, нас интересовал вопрос о прорастании

телейтоспор в лабораторных условиях, о влиянии температуры на их прорастание и периоде сохранения ими жизнеспособности.

Опыты по изучению развития гриба в вегетационный период и способы его перезимовки производились следующим образом.

Пораженные грибом *Ur. flectens* растения *T. repens*, росшие в горшках, в июле были вкопаны в грунт на микологическом участке (в количестве 60 экземпляров)[1] и изолированы от посторонней инфекции. С течением времени на наблюдаемых растениях гриб распространялся с различной интенсивностью. Образовывались новые листья, на некоторых из них развивалось в различное время то или иное количество телейтокучек, другие были совершенно свободны от гриба. С наступлением зимы изоляторы были сняты и растения остались зимовать в естественных условиях. Поскольку многолетний зимующий мицелий из года в год сохраняется в многолетних органах растения-хозяина, — а у *T. repens* таковыми являются корень и укоренения на узлах, — был проделан следующий опыт. Ранней весной, как только подопытные растения освободились от снега, у половины из них были оборваны все листья, тщательно собраны под ними все прошлогодние остатки, счищен верхний слой земли и заменен свежим. Это было сделано с тем, чтобы избежать нового заражения зимовавшими телейтоспорами и оставить возможность заражения этих растений только зимующим многолетним мицелием, если таковой имелся. Другая половина наблюдаемых растений была оставлена нетронутой. Обе партии растений были изолированы друг от друга. Наблюдения весной за подопытными растениями показали следующее. Растения, на которых были оборваны все листья, в течение вегетационного периода не проявили никаких признаков поражения. Среди растений, у которых все имеющиеся листья были оставлены, некоторые вновь образовавшиеся листья оказались пораженными ржавчиной *Ur. flectens*. Телейтокучки на этих растениях вначале развились на некоторых молодых перезимовавших листьях и стеблях, а затем — на некоторых весенних. Однако последовательного заражения каждого вновь образующегося листа, как указывает Шретер, отмечено не было. Поэтому мы считаем, что телейтокучки на перезимовавших листьях развились в результате перезимовки телейтомицелия в листьях, а кучки телейтоспор на образованных весной листьях развились в результате весеннего прорастания перезимовавших телейтоспор.

Повторные опыты были проведены с растениями *T. repens*, заразившимися ржавчиной *Ur. flectens* естественным путем в природной обстановке. В этом случае сильно пораженные ржавчиной растения *T. repens* были выкопаны в поле 18 июля и перенесены для наблюдения на микологический участок. Из них 5 растений были вкопаны в таком же состоянии, в каком они были взяты в поле. Другие 5 растений были предварительно обработаны так же, как и в предыдущем опыте. Наблюдения за этими растениями, продолжавшиеся до лета следующего года, показали, что все растения хорошо принялись. С течением времени на них образовывались новые листья. У растений, на которых в начале опыта зараженные листья были оборваны, на вновь образовавшихся листьях никаких признаков поражения обнаружено не было. У других растений, на которых пораженные листья в начале опыта оборваны не были, немногие листья оказались пораженными ржавчиной *Ur. flectens*. При этом большая часть листьев была поражена вначале, что могло произойти вследствие зараже-

---

[1] Наблюдаемые растения были поражены *Ur. flectens* в результате искусственного заражения.

ния листовых почек базидиоспорами еще в полевых условиях, где, благодаря характеру роста *T. repens*, имелись несравненно более благоприятные условия для заражения.

Таким образом результаты, полученные во втором опыте, полностью совпадают с предыдущими. Следовательно, наши наблюдения за развитием ржавчины *Ur. flectens* и способами ее перезимовки показали следующее. У растений *T. repens*, пораженных *Ur. flectens*, поражения последовательно каждого вновь образующегося листа не происходит. Новая инфекция одного и того же растения *T. repens*, а также распространение ржавчины на другие растения происходит вследствие способности телейтоспор прорастать вскоре после образования. Таким образом *Ur. flectens* в течение вегетационного периода образует несколько циклов развития, чем и объясняется наличие телейтоспор в течение всего вегетационного периода.

Перезимовка гриба происходит посредством телейтоспор и телейтомицелия на зимующих надземных частях растения-хозяина, а также на отмерших листьях посредством телейтоспор.

Наблюдения (Сергеева, 1942) над прорастанием телейтоспор в лабораторных условиях (в капле воды, нанесенной на предметное стекло, помещенное во влажную чашку Петри) показали, что, как правило, прорастали только единичные споры (2—5 спор в капле воды), лишь в редких случаях прорастало 8—10% спор. Очень часты были случаи, когда телейтоспоры в таких условиях совсем не прорастали, несмотря на то что они были вполне жизнеспособны, так как заражение этими же спорами растения-хозяина (*T. repens*) давало положительные результаты. Благодаря такому затруднению при искусственном проращивании телейтоспор не могли быть разрешены некоторые совершенно не выясненные вопросы биологии. Поэтому прежде всего мы ставили своей целью найти способ искусственного проращивания телейтоспор, который обеспечивал бы высокий процент прорастания их. Было испытано несколько способов, но наилучший результат был получен при проращивании телейтоспор в капле воды, нанесенной на лист *T. repens* и некоторых других растений, которые в природе не поражаются этим грибом. Для этой цели листья *T. repens* обмывались, просушивались, разделялись на отдельные листочки и помещались во влажную чашку Петри нижней стороной вверх. Затем на эти листья наносились стеклянной палочкой капли суспензии спор. Для сравнения капля таких же телейтоспор наносилась на предметное стекло, которое помещалось в ту же чашку Петри. Проращивание телейтоспор проводилось при температуре 15—17° С. Ежедневно производился учет проросших спор, для чего капля с листа переносилась на предметное стекло и просматривалась под микроскопом. Результаты были получены очень хорошие. В каплях, нанесенных на листья *T. repens*, споры прорастали постоянно и всегда процент проросших спор был близок к 100. Капли с теми же телейтоспорами, нанесенные на предметное стекло и помещенные в ту же чашку Петри, давали колеблющийся процент прорастания от единичных спор до 8—10%; часто споры здесь совсем не прорастали. Дальнейшие исследования показали, что телейтоспоры могут прекрасно прорастать и на листьях других растений, которые не заражаются этой ржавчиной (*Viola tricolor*, *Melilotus officinalis*, *Senecio vulgaris*, *Trifolium pratense*, *Lamium album*). В опытах выяснилось, что процент прорастания телейтоспор находится в прямой зависимости от контакта капли с кожицей листа. При обеспечении полного контакта капли суспензии спор с кожицей листа процент проросших спор близок к 100.

Влияние температуры на прорастание телейтоспор изучалось при колебаниях температуры 15—17, 8—10, 5—6 и 2—3° С. В опытах телейтоспоры прорастали только при колебаниях температуры 15—17° С. В таких условиях прорастание неступало на четвертые сутки, на пятые сутки проросших спор было около 50%, на шестые сутки — около 100%. Отсутствие прорастания телейтоспор при температуре 8—10° С вызывает некоторое недоумение, и требуется проверка этого опыта.

Вопрос о периоде сохранения телейтоспорами *Ur. flectens* с *T. repens* жизнеспособности выяснялся нами двумя параллельно поставленными опытами. Во-первых, телейтоспоры периодически проращивались только что приведенным способом — в капле воды на листе *T. repens*, — и, во-вторых, производилось также периодически искусственное заражение живых растений *T. repens*. В том и другом случае материалом служили пораженные ржавчиной *Ur. flectens* растения *T. repens*, собранные в окрестностях Ленинграда 15 июля 1939 г. и хранящиеся в лабораторных условиях при комнатной температуре (около 18° С). Проращивание телейтоспор в чашках Петри в капле воды на листьях *T. repens* производилось периодически с 15 июля 1939 г. до 24 февраля 1940 г. В течение этого срока споры сохраняли всхожесть, но в конце указанного периода требовали для своего прорастания большего количества времени. Так, телейтоспоры, поставленные на проращивание 24 февраля 1940 г., проросли на 50% только на восьмые сутки, в то время как в начале наблюдений телейтоспоры прорастали в том же количестве на пятые сутки. Наши опыты с проращиванием телейтоспор в данном случае производились в разное время года, начиная с лета (с 15 VII 1939 по 24 II 1940), и, повидимому, прорастание телейтоспор зимой зодерживало, с одной стороны, высыхание спор, с другой — состояние растения *T. repens*.[1] Жизненные процессы последнего в это время протекали в иной форме, чем летом, что находит подтверждение в изменении внешнего облика растений и в изменении окраски листьев: листья зимой были более мелкие и менее ярко окрашенные. После 24 февраля 1940 г. искусственного проращивания телейтоспор не проводилось, так как листья *T. repens* от долгого нахождения во влажной чашке Петри стали гнить.

Опыты с искусственным заражением растений *T. repens* телейтоспорами *Ur. flectens*, жизнеспособность которых изучалась нами, проводились с 15 июля 1939 г. по 20 сентября 1940 г. Заражение растений проводилось периодически в течение весны и лета до поздней осени, во время зимы прекращалось. Условия произрастания растений и методика искусственного заражения — те же, что и в опытах по изучению специализации (см. стр. 111). Положительные результаты были получены в течение всего периода опытов, т. е. споры сохраняли свою жизнеспособность в течение 14 месяцев. Дальнейших наблюдений не проводилось.

Растения-хозяева и распространение. Судя по просмотренным мною гербарным образцам, *Uromyces flectens* Lagerh. паразитирует на *Trifolium repens* L., *T. fragiferum* L. и *T. tumens* Stev. Других растений-хозяев не отмечено и в литературе.

В СССР *Ur. flectens* Lagerh. имеет следующее распространение: на *T. repens* L. отмечен в разных пунктах по всему Советскому Союзу, кроме крайнего севера; на *T. fragiferum* — в Украинской ССР и Северо-Осетинской АССР, на *T. tumens* — в Азербайджанской ССР (Кусары).

---

[1] Листья *T. repens* в теплое время года брались с растений, произрастающих в природных условиях поздней осенью и зимой с растений, перенесенных в оранжерею, в которой температура воздуха держалась около 4°С.

Специализация. До наших исследований специализация ржавчины *Uromyces flectens* Lagerh. на различных видах клевера изучалась только Кобелем (Kobel, 1921). В опытах Кобеля заражение видов клевера ржавчиной *Ur. flectens* проводилось с двух растений-хозяев: *Trifolium repens* L. и *T. fragiferum* L. Степень заражения растений не учитывалась. Телейтоспорами *Ur. flectens* с *T. repens* были искусственно заражены растения 29 видов, а с *T. fragiferum* из этих 29 видов — только 11. Степень заражения растений в опытах не учитывалась. При заражении растений видов клевера *Ur. flectens* с *T. repens* отрицательные результаты были получены для *T. campestre* Schreb., *T. badium* Schreb., *T. alpinum* L., *T. arvense* L., *T. pratense* L., *T. medium* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. pannonicum* L., *T. alexandrinum* L., *T. maritimum* Huds. и *T. squarrosum* L., положительные — для *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.), *T. strepens* Crantz (*T. aureum* Poll.), *T. hybridum* L., *T. pallescens* Schreb., *T. repens* L., *T. Thalii* Vill., *T. montanum* L., *T. glomeratum* L., *T. resupinatum* L., *T. fragiferum* L., *T. tumens* Stev., *T. incarnatum* L., *T. rubens* L., *T. alpestre* L., *T. angustifolium* L., *T. armenium* Willd (*T. olympicum* Hornem.). В опытах с *Ur. trifolii*, с *T. fragiferum* отрицательные результаты были получены для *T. repens* L., *T. montanum* L., *T. alpestre* L., *T. alexandrinum* L., положительные — для *T. strepens* Crantz. (*T. agrarium* L.), *T. hybridum* L., *T. pallescens* Schreb., *T. fragiferum* L., *T. arvense* L. и *T. rubens* L. Кобель обращает внимание но тот факт, что ржавчиной с *T. repens* в его опытах заразились оба растения-хозяина: *T. repens* и *T. fragiferum*. Ржавчиной же с *T. fragiferum* ни одно из четырех подвергнутых заражению растений *T. repens* не заразилось, в то время как то же количество растений *T. fragiferum* оказалось заразившимся в сильной степени. Кроме того, не совпадали результаты в отношении *T. montanum* L., *T. arvense* L. и *T. alpestre* L. На основании этого Кобель приходит к выводу о существовании специализированных форм: *Ur. flectens* f. sp. *repens* и *Ur. flectens* f. sp. *fragiferum*.

В работе Кобеля *T. agrarium* L., *T. aureum* Poll., *T. olympicum* Hornem. и *T. armenium* Willd. приводятся как самостоятельные виды, в то время как *T. agrarium* L. и *T. aureum* Poll. являются синонимами *T. strepens* Crantz, а *T. olympicum* Hornem. — синонимом *Ur. armenium* Willd. Но в опытах Кобеля указанные синонимические виды по-разному относились к заражению ржавчиной *Ur. flectens*. Однако, поскольку *T. strepens* Crantz и *T. armenium* Willd. являются устойчивыми к *Ur. flectens* такое колебание вполне понятно, и с таким явлением мы нередко сталкиваемся в опытах с разными образцами заведомо одного и того же вида клевера (см. табл. 2 и 3).

Полученным отрицательным результатом в опытах Кобеля мы вообще не должны придавать большого значения, так как по каждому испытываемому виду подвергались заражению часто 1—2 экземпляра.

Нами изучалась специализация *Ur. flectens* Lagerh. с *T. repens* L. В опытах были искусственно заражены растения, относящиеся к 27 видам *Trifolium*, из которых 14 видов были испытаны впервые. Большинство изучаемых видов клевера были выращены из семян различного географического происхождения. Методика опытов излагается во вступлении (стр. 110—111).

Опыты проводились в течение двух лет — в 1939 и в 1940 гг. — на микологическом участке Отдела споровых ростений БИН, на открытом воздухе.

Заражение растений как в 1939, так и в 1940 г. проводилось двумя образцами ржавчины: из окрестностей ст. Александровская Ленинград-

ской области и из окрестностей г. Дзауджикау Северо-Осетинской АССР.

Результаты опытов 1940 г. выделены в таблице звездочкой.

В опытах производился учет заражаемых растений, количество заразившихся из них и степень поражения каждого растения.

Оценка степени поражения растений проводилась по следующей шкале:

0. Телейтокучек нет; отсутствие макроскопических признаков заражения иногда наличие только пятен отмершей ткани (отмечено знаком «к»). Растения иммунные.
1. Телейтокучки одиночные, мелкие, иногда сопровождаемые некрозом (к). Растения в значительной степени устойчивые.
2. Телейтокучки мелкие, немногочисленные, иногда сопровождаемые некрозом (к). Растения умеренно устойчивые.
3. Телейтокучки довольно многочисленные, средней величины, иногда сопровождаемые хлорозом. Растения умеренно восприимчивые.
4. Телейтокучки многочисленные, крупные, часто сливающиеся. Растения очень восприимчивые.

Во всех случаях подопытных растений было по 15 штук; исключение составляли: 1) *T. resupinatum*, полученный из Милана, заражался ржавчиной из Ленинградской области (ст. Александровская) в количестве 4 растений; 2) *T. pannonicum*, полученный из Дебрецина, заражался ржавчиной из Александровской в количестве 7 растении; 3) *T. incarnatum*, полученный из Житомира, заражался ржавчиной из Александровской в количестве 5 растений и ржавчиной из Дзауджикау — 6 растений; 4) *T. alpestre*, полученный из Еревана, заражался ржавчиной из Александровской и количестве 3 растений; 5) *T. rubens*, полученный из Триеста, заражался ржавчиной из Александровской в количестве 6 растений; 6) *T. arvense*, полученный из Ялты, заражался ржавчиной из Дзауджикау в количестве 6 растений.

Результаты опытов приводятся в табл. 3.

В наших опытах отрицательные результаты были получены для *T. lupinaster*, *T. montanum*, *T. ambiguum*, *T. speciosum*, *T. strepens*, *T. campestre*, *T. patens*, *T. trichocephalum*, *T. scabrum*, *T. medium*, *T. alpestre*, *T. pratense*, *T. diffusum* и *T. lappaceum*, положительные результаты — для *T. repens*, *T. hybridum*, *T. cernuum*, *T. spadiceum*, *T. dubium*, *T. fragiferum*, *T. resupinatum*, *T. pannonicum*, *T. angustifolium*, *T. incarnatum*, *T. rubens*, *T. alexandrinum* и *T. arvense*.

Из них *T. hybridum*, *T. dubium*, *T. pannonicum*, *T. angustifolium*, *T. alexandrinum* и *T. arvense* были в значительной степени устойчивыми. Подавляющее большинство испытываемых растений этих видов были иммунными, и лишь немногие из них оказались в значительной степени устойчивыми или умеренно устойчивыми. Наиболее слабо восприимчивым видом оказался *T. hybridum*; из 13 опытов положительные результаты были получены только при заражении растений, выращенных из семян, полученных из Ворошилова; хотя большинство растений и этой партии оказались также иммунными, но небольшая часть их (2 растения из 15) были умеренно устойчивыми.

Умеренно устойчивыми были *T. fragiferum*, *T. incarnatum* и *T. spadiceum*. Здесь процент незаразившихся растений был меньше, чем у предыдущих видов, среди заразившихся растений большинство были умеренно устойчивыми, но часть из них были значительно устойчивыми и умеренно восприимчивыми.

Таблица 3

Виды *Trifolium*	Откуда получены семена	Опыты 1940 г.; споры из Александровской		Опыты 1939 г.; споры из Дзауджикау	
		процент заразившихся растений	интенсивность заражения	процент заразившихся растений	интенсивность заражения
T. lupinaster L.	Вост. Казахстан	0	0	0	0
	Бурят-Монголия	0	0	0	0
	Зап. Сибирь	0	0	...	
	Томск	0*	0	0*	0
	Москва	0	0	...	
T. montanum L.	Томск	0	0	0	0
	Башкирия	0	0	0	0
T. ambiguum M. B.	Ереван	0	0	0	0
	Дзауджикау	0	0	0	0
T. repens L.	Ялта	80	2—4	47	1—2
	Омск	40	1—2	0	0
	Ереван	87*	2—4	80*	2—4
	Житомир	53*	1—2	67*	1—3
	Дзауджикау	...		93*	2—4
	Милан	0	0	...	
	Гогенгейм	0	0	...	
	Москва	100	2—4	...	
	Каменец-Подольск	67	1—3	...	
	Брюссель	80	1—4	...	
T. hybridum L.	Ворошилов	13	2	0	0
	Дзауджикау	0	0	0	0
	Житомир	0	0	0	0
	Ленинград	0	0	0	0
	Омск	0*	0	0*	0
	Куйбышев	0*	0	...	
	Москва	0*	0	...	
	Минск	0	0	...	
T. cernuum Brotero	Житомир	100	4	100	4
	Кировск	100	4	100	4
T. spadiceum L.	Минск	80*	1—2	75*	3
T. speciosum Willd.	Палермо	0*	0	0*	0
T. strepens Crantz	Житомир	0	0	0	0
	Дзауджикау	0	0	0	0
	Ереван	0*	0	...	
	Каменец-Подольск	0*	0	0*	0
T. campestre Schreb.	Льеж	0*	0	0*	0
	Дебрецин	0*	0	0*	0
T. patens Sehreb.	Грац	...		0*	0
T. dubium Sibth.	Гогенгейм	0	0	0	0
	Льеж	13	2	0	0

Примечание. Знак ··· указывает, что растения с данной ржавчиной не испытывались; знаком * отмечены результаты опытов 1940 г.

Таблица 3 (*продолжение*)

Виды *Trifolium*	Откуда получены семена	Опыты 1940 г.; споры из Александровской		Опыты 1939 г.; споры из Дзауджикау	
		процент заразившихся растений	интенсивность заражения	процент заразившихся растений	интенсивность заражения
T. fragiferum L.	Омск	67	3	...	
	Житомир	27*	1—2	67*	2—3
	Льеж	74*	1—3	...	
	Милан	0	0	...	
	Москва	0	0	0	0
T. resupinatum L.	Милан	75	4	...	
T. trichocephalum M. B.	Ереван	0	0	0	0
	Ленинград	0	0	0	0
T. pannonicum Jacq.	Черновицы	20*	2*	0*	0
	Дебрецин	14*	0к	...	
T. angustifolium L.	Краснодар	...		0	0
	Ялта	33	1—2	53	1—2
	Палермо	...		27	1
T. incarnatum L.	Житомир	60	2	100	2—3
T. scabrum L.	Ереван	0	0	0	0
T. medium L.	Омск	0	0	0	0
	Ереван	0	0	0	0
	Дзауджикау	0	0	...	
	Свердловск	0	0	...	
T. alpestre L.	Ереван	0	0	...	
T. rubens L.	Триест	67	3—4	...	
T. pratense L.	Ленинград	0	0	0	0
	Житомир	0	0	0	0
T. diffusum Fhrh.	Ереван	0	0	0	0
	Краснодар	...		0	0
T. alexandrinum L.	Днепропетровск	33	2	0	0
	Минск	20	1—2	20	1
	Москва	27	1	0	0
T. lappaceum L.	Ленинград	0	0	0	0
	Геленджик	0	0	...	
	Дебрецин	0	0	...	
T. arvense L.	Ереван	0*	0	0*	0
	Краснодар	0*	0	13*	1
	Житомир	0*	0	20*	1—2
	Куйбышев	20	1	33	0к—2
	Томск	0	0	0	0
	Москва	27	1	27	1к—1
	Ялта	...		33	1

Умеренно восприимчивыми видами оказались *T. repens* и *T. rubens*. Хотя *T. repens* и является растением-хозяином ржавчины *Ur. flectens*, но в опытах он не был сильно восприимчивым. Как показывает таблица, больше половины испытанных растений не проявили никаких признаков поражения. Из заразившихся растений большинство были умеренно восприимчивыми и меньший процент — сильно восприимчивыми. Обращает на себя внимание довольно резкое различие восприимчивости разных образцов *T. repens*. В одних образцах преобладали сильно восприимчивые растения, в других — умеренно устойчивые или умеренно восприимчивые, а в некоторых образцах растения были сплошь иммунными. Очень возможно, что в естественных условиях *T. repens* поражается сильнее, чем в искусственных, так как характер роста его, а именно сомкнутый покров, создает особенно благоприятные условия для заражения.

Очень восприимчивыми видами в наших опытах оказались *T. cernuum*, у которого все подопытные растения во всех четырех опытах были сильно восприимчивыми, и *T. resupinatum*, у которого среди небольшого количества испытанных растений, относящихся к одному и тому же образцу, все заразившиеся растения оказались сильно восприимчивыми.

Сравнивая результаты, полученные в опытах при одновременном заражении растений различных образцов, относящихся к одному и тому же виду клевера, одним и тем же образцом ржавчины, видим, что разные образцы *T. repens*, *T. hybridum*, *T. fragiferum*, *T. pannonicum*, *T. angustifolium*, *T. alexandrinum*, *T. dubium* и *T. arvense* хотя и находились в опыте в одинаковых условиях, но часто более или менее заметно различались своей восприимчивостью к одному и тому же образцу ржавчины. Кроме того, в этих опытах реакция отдельных подопытных растений в пределах одного образца часто заметно колебалась. Так, например, ржавчиной из Александровской были заражены растения *T. fragiferum*, выращенные из пяти образцов семян. Более восприимчивыми оказались растения из Омска, при этом реакция подопытных растений как из Омска, так и из Житомира и Льежа колебалась. Так, например, среди растений из Льежа были растения иммунные, значительно и умеренно устойчивые и умеренно восприимчивые. В результате заражения шести образцов *T. arvense* ржавчиной из Александровской оказалось, что подопытные растения четырех образцов не проявили никаких признаков поражения. Растения, выращенные из семян, полученных из Куйбышева и Москвы, показали некоторую степень восприимчивости, — хотя большинство растений здесь также оказалось иммунным, но небольшая часть была значительно устойчивой. Ржавчиной из Александровской были заражены растения *T. repens*, выращенные из семян десяти образцов. Подопытные растения, выращенные из семян, из Милана и Гогенгейма, не проявили никаких признаков поражения. Средне восприимчивыми оказались растения, выращенные из семян, полученных из Омска, Житомира и Каменец-Подольска. Сильно восприимчивыми были растения, выращенные из семян из Ялты, Еревана и Москвы, причем реакция отдельных растений во всех указанных случаях колебалась. Так, среди растений, выращенных из семян, полученных из Брюсселя, были растения иммунные, значительно и умеренно устойчивые и умеренно и в высокой степени восприимчивые. Таким образом, выявилось, что растения вида *T. repens*, являющегося растением-хозяином этой ржавчины, сильно варьировали в степени поражения.

Сравнивая результаты, полученные при заражении растений, относящихся к одному и тому же образцу видов *T. repens*, *T. spadiceum*, *T. fragiferum*, *T. pannonicum*, *T. incarnatum*, *T. alexandrinum* и *T. arvense*,

одновременно двумя изучаемыми образцами ржавчины, видим, что эти результаты более или менее отличаются. Однако какой-либо закономерности, указывающей на бо́льшую или меньшую вирулентность того или другого образца ржавчины, не наблюдается. Так, например, подопытные растения *T. pannonicum* из Черновиц, зараженные ржавчиной из Дзауджикау, не проявили никаких признаков заражения. Подопытные растения, выращенные из того же образца семян, но уже зараженные ржавчиной из Александровской, оказались в некоторой степени восприимчивыми, хотя большинство растений здесь были также иммунными, а небольшая часть их была умеренно устойчивой. При заражении растений различных образцов *T. repens* образцами ржавчины из Александровской и Дзауджикау были получены неодинаковые результаты. Так, например, растения, выращенные из семян из Ялты, оказались более восприимчивыми к ржавчине из Александровской, чем растения, выращенные из того же образца семян, к ржавчине из Дзауджикау.

Таким образом, в опытах с *Ur. flectens*, так же как и в опытах с *Ur. fallens*, растения в пределах одного вида клевера, в той или иной степени восприимчивого к *Ur. flectens*, варьировали в степени поражения при заражении их этим видом ржавчины, причем колебания в реакции растений на заражение были тем резче, чем более восприимчив был вид клевера.

Полученные в опыте колебания в степени поражения растений, относящихся к одному и тому же виду клевера, объясняются, как и в опытах с *Ur. fallens* (см. стр. 127), неоднородностью употреблявшегося в опыте материала как в пределах формы ржавчины (*Ur. flectens* с *T. repens*), так и в пределах видов клевера.

Сравнивая результаты, полученные в наших опытах, с результатами, полученными в опытах Кобеля, мы видим, что они в отношении некоторых видов клевера не совпадают. Так, *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll.), *T. montanum* L. и *T. alpestre* L. не заразились в наших опытах, но в какой-то степени заразились в опытах Кобеля. *T. arvense* L., *T. pannonicum* Jacq. и *T. alexandrinum* L. в наших опытах оказались слабо восприимчивыми, но совсем не заразились в опытах Кобеля.

На основании вышеизложенного следует, что в разных опытах ржавчиной *Ur. flectens* Lagerh. были искусственно заражены растения, относящиеся к 32 видам *Trifolium*, из которых 21 вид был в той или иной степени восприимчивым к этой ржавчине.

Руководствуясь теми же установками, какие мы высказывали в отношении *Ur. fallens* (стр. 128), можно сделать следующее заключение о степени восприимчивости испытанных видов клевера к *Ur. flectens*.

Иммунными видами являются *T. lupinaster* L., *T. ambiguum* M. B., *T. campestre* Schreb., (*T. procumbens* L.), *T. trichocephalum* M. B., *T. medium* L., *T. pratense* L., *T. diffusum* Ehrh. и *T. lappaceum* L., в значительной степени устойчивыми — *T. montanum*, *T. hybridum* L., *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.), *T. pannonicum* Jacq., *T. angustifolium* L., *T. alexandrinum* L. и *T. arvense* L., умеренно устойчивым — *T. fragiferum* L., умеренно восприимчивым — *T. repens* L., сильно восприимчивым — *T. cernuum* Brotero.

В отношении видов *T. spadiceum* L., *T. strepens* Crantz. (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll.), *T. resupinatum* L., *T. alpestre* L., *T. rubens* L., *T. pallescens* Schreb., *T. Thalii* Vill., *T. glomeratum* L., *T. tumens* Stev., *T. armenium* Willd., *T. olympicum* Hornem. и *T. incarnatum* L. имеются данные о заражаемости этих видов ржавчиной *Ur. flectens* Lagerh. с *T. repens*, но этих данных недостаточно, чтобы вывести заключение о степени их восприимчивости.

В отношении видов *T. speciosum* Willd., *T. patens* Schreb. и *T. scabrum* L. имеются данные о том, что эти виды не заражаются ржавчиной *Ur. flectens* Lagerh. с *T. repens*, но этих данных недостаточно, чтобы отнести эти виды к группе иммунных.

Из имеющихся данных можно также заключить, что хотя ржавчиной *Ur. flectens* Lagerh. с *T. repens* в искусственных условиях заражалось около 70% всех испытанных видов клевера, но значительное большинство их, судя по нашим данным, является в значительной степени устойчивыми или умеренно устойчивыми к этой форме ржавчины.

Ввиду недостаточности имеющихся данных по специализации *Ur. flectens* Lagerh. с *T. fragiferum* делать выводы о степени восприимчивости испытанных видов клевера к этой ржавчине преждевременно.

Полученные нами данные в отношении варьирования реакции растений в пределах вида *T. repens* L. на заражение их *Ur. flectens* Lagerh. с *T. repens* показывают, что полученные в опытах Кобеля отрицательные результаты при заражении растений *T. repens* ржавчиной *Ur. flectens* с *T. fragiferum*, благодаря малой повторности подопытных растений в его опытах, не могут считаться вполне доказательными. Поэтому выводы Кобеля о том, что на *T. repens* L. и *T. fragiferum* L. паразитируют две различно специализированные формы *Ur. flectens* Lagerh., не могут считаться окончательно доказанными.

Вредоносность и меры борьбы. Вредоносность ржавчины *Uromyces flectens* Lagerh. изучена очень слабо. По этому вопросу имеются лишь данные Уткина (1924). Уткин изучал вопрос о влиянии *Ur. flectens* на урожай сухой массы белого клевера. По его данным, урожай сухой массы белого клевера, полученный от растений, пораженных ржавчиной, составил 35% урожая от здоровых растений. К сожалению, степень поражения подопытных растений в работе не приводится. Других данных по вредоносности нам не известно.

Меры борьбы с *Ur. flectens* совершенно не разработаны. Опыты по специализации *Ur. flectens* показывают, что растения *T. repens* L. и других видов клевера неодинаково поражаются ржавчиной. Наличие иммунных и в значительной степени устойчивых растений в пределах видов клевера указывает на возможность выведения устойчивых против *Ur. flectens* сортов как *T. repens*, так и некоторых других видов клевера, ценных в хозяйственном отношении.

Uromyces nerviphilus (Grogn.) Hots.

Arthur, Manual, 1934, p. 305.

Syn. *Puccinia nerviphila* Grognot, Pl. Crypt. Saon. et Loire, 1863, p. 154 (sec. Arthur). — *Pucciniola nerviphila* (Grogn.) Arthur, in N. Amer. Fl., VI, 1921, p. 448.

Exs. Maire, Mycotheca Boreali-africana № 154, sub *Uromyces trifolii-repentis* (Cast.) Lire I, III.

Спермогонии среди эцидиев малозаметные, медово-желтые, почти круглые, 80—145×65—145 μ, спермации 2.5×3 μ.

Эцидии на листовых пластинках, но преимущественно на черешках и главных жилках нижней стороны листьев, часто скученные в большие группы, чашевидные, 210—250 μ высотой, 210—260 μ шириной. Перидий бледножелтый, впоследствии темнеющий, с тонким изорванным и слегка отогнутым краем. Перидиальные клетки неправильно кубовидные или с неправильным 6-гранным очертанием, 12—24×13—18 μ, внешние стенки поперечно исчерченные, 7—9 μ толщиной, внутренние— тонко бородавчатые, около 3 μ толщиной. Эцидиоспоры шаровидные до

эллипсоидных, часто округленно многогранные, 18—21×15—19 μ; оболочка около 1 μ толщиной, покрытая частыми тонкими бородавочками.

Уредоспоры отсутствуют.

Телейтокучки — на листовых пластинках, черешках и главных жилках листьев, часто развиваются непосредственно около кучек эцидиев, крупные, вначале прикрытые пузырчато-вздутым эпидермисом, позднее голые, темнокоричневые. Телейтоспоры эллипсоидные или обратнояйцевидные, часто неправильные от взаимного надавливания, 21—30×18—21 μ, чаще 27×18 μ; оболочка около 1.5 μ толщиной, светлокоричневая, гладкая или покрытая немногочисленными тонкими бородавками, собранными в 2—3 ряда, обычно расположенными более или менее вдоль споры. Над порой прорастания — очень маленький бесцветный сосочек.

Рис. 9. *Uromyces nerviphilus* (Grogn.) Hots. Общий вид пораженных листьев клевера белого — *Trifolium repens* L. *А* — лист с эцидиями и телейтокучками; телейтокучки расположены вплотную к эцидиокучкам или они среди эцидиев (натур. вел.); *Б* — то же на части листа (увел. 5); *В* — лист с эцидиями и телейтокучками, преобладают последние (натур. вел.). (Ориг.).

Ножка бесцветная, легко отламывающаяся. Под влиянием гриба черешки листьев часто сильно искривляются. (Рис. 9 и 10).

Примечание. По циклу развития *Ur. nerviphilus* очень близок с *Ur. minor* Schröt., но резко отличается от него более крупными, светлее окрашенными телейтоспорами, а также характером поражения в эцидиальной стадии.

С диагнозом *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots., данным как Гроньо (Grognot, 1863), так и Хотсоном (Hotson, 1925), я не знакома вследствие недоступности литературы, в которой приведены эти диагнозы. Мы принимаем этот вид в том смысле, в котором его приводит Артюр (Arthur) в N. Am. Fl. VI, 1921, p. 448, но не в смысле Траншеля (1939). Траншель отождествляет *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots. с видом *Ur. flectens* Lagerh. и считает, что спермогонии и эцидии у *Ur. nerviphilus* отмечаются ошибочно.

Исследуя гербарные образцы ржавчин, паразитирующих на *T. repens*, мы обнаружили, что на *T. repens*, кроме *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro и *Ur. flectens* Lagerh., имеются образцы, характер поражения которых

соответствует описанию *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots., данному Артюром (N. Amer. Fl. 1921). Сюда относятся образцы на *T. repens* L. (из сборов: Неводовского в Польше 10 IX 1909; Шираевского в Тамбовской области 18 VI 1907; Траншеля в Саратовской области 19 VI 1919; Н. Ряшкиной из заповедника «Лес на Ворскле» Курской обл. 7 VIII 1946 эксиккат Maire, Mycotheca Boreali-africana, № 154, 10 III 1913). и на *T. tumens* Stev. (сборы Ульянищева в Кусарах Азербайджанской ССР 28 VI 1924). Во всех указанных образцах имеются спермогонии, эцидии и телейтокучки, причем часто указанные споровые формы проявляются на одной и той же пластинке листа или на одном и том же черешке, и, что особенно характерно, телейтокучки очень часто развиваются вплотную с эцидиокучками или даже в самих кучках среди эцидиев, что указывает на развитие обеих споровых форм на одном и том же сплетении мицелия (рис. 9, *Б*). То, что данный гриб в цикле своего развития имеет спермогонии, эцидии и телейтокучки, — не вызывает сомнения. Поэтому мы считаем, что вид *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots. является самостоятельным видом и не должен смешиваться с видом *Ur. flectens* Lagerh., у которого в цикле развития имеются только телейтокучки.

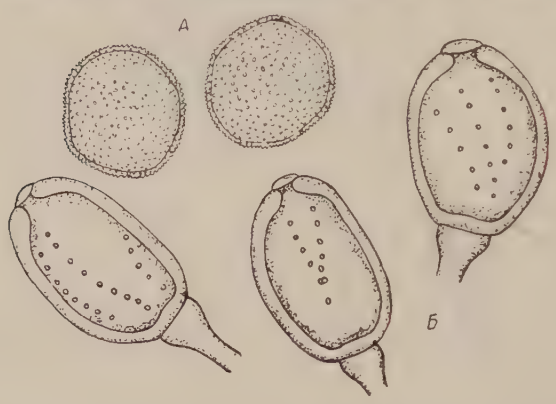


Рис. 10. *Uromyces nerviphilus* (Grogn.) Host. *А* — эцидиоспоры; *Б* — телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

Как идет развитие гриба в течение вегетационного периода, не выяснено.

Судя по имеющимся образцам, *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots. паразитирует на *T. repens* и *T. tumens* Stev.

В СССР обнаружен: на *T. repens* L. — в Саратовской, Тамбовской и Курской областях; на *T. tumens* — в Азербайджанской ССР (Кусары).

Uromyces minor Schröt.

Schröter, Krypt.-Fl. v. Schles., 1889, p. 310; Sydow, Monogr., 1910, p. 139; Klebahn, Krypt.-Fl. M. Brand., Va, 1914, p. 227; Arthur, Manual, 1934, p. 305; Траншель, Обзор ржавч. грибов СССР, 1939, стр. 257.

Syn. *Caeoma apiculatum* Schlechtendal in Linnaea, 1826, p. 605 (p. p.). — *Uromyces apiculatus* (Lk.) Lév. Schröter, Abhandl. d. Schles. Gesellsch. 1869/72, p. 8 (p. p.). — *Ur. Trifolii* Fuckel, Symb. Myc., 1869, p. 63 (p. p.). — *Ur. Trifolii* (Alb. et Schw.) Winter in Rabenh. Krypt.-Fl., 1884, p. 159 (p. p.). — *Pucciniola oblonga* Arthur N. Amer. Fl., 1921, p. 447.

Exs. Неводовский, Грибы России, вып. 2-й, №№ 63, 64; Бухгольц, Гербарий русских грибов, № 518; Sydow, Uredineen, №№ 157, 903; Petrak, Flora Bohem. et Morav. exs., sér. II, № 816; Savulescu, Herb. Myc. Romanicum, № 923; Migula, Kryptogamae Germaniae, Austriae et Helvetiae exs., № 172; Fuckel, Fungi Rhenani exs. № 388, sub, *Uromyces Leguminosarum* Tul. f. *Trifolii* Fuck.; Rabenhorst, Herb. myc., I, № 277, sub *Caeoma apiculatum* Schlecht.; Linhart, Fungi hungarici, № 310, sub *Uromyces Trifolii* (Alb. et Schw.) Winter; Schneider, Herb. Schles. Pilze, № 262, sub *Ur. apiculatus* (LK.) Lev. f. *Trifolii*.

Эцидии на круглых или вытянутых пятнах, погруженные в набухшие листовые ткани, на черешках и листьях, преимущественно на главных жилках нижней стороны листьев, тесно скученные в крупные овальные или округлые группы, часто близко расположенные друг к другу или сливающиеся и, таким образом, иногда занимающие всю главную жилку листа или большую часть листовой пластинки. Перидий бледножелтый, позднее темнеющий, с изорванным краем; перидиальные клетки неправильно кубовидные или с неправильным 6-гранным очертанием; внешние стенки перидиальных клеток тонко поперечно исчерченные, 6—10 μ толщиной, внутренние — грубо бородавчатые, 3—5 μ толщиной. Эцидиоспоры от шаровидных до эллипсоидных, часто округленно многогранные, 15—21×14—19 μ; оболочка густо покрыта очень нежными бородавками, около 1 μ толщиной.

Телейтокучки на черешках и листьях, преимущественно на нижней стороне листьев вдоль боковых жилок, нередко развиваются в непосредственной близости с эцидиями, около 1.5 мм длиной, вначале прикрыты пузыревидно приподнимающимся эпидермисом, позднее голые, порошащиеся, черно-коричневые. Телейтоспоры шаровидные, эллипсоидные или грушевидные, 17—23×15—19 μ, чаще 19—21×16—18 μ; оболочка темнокоричневая, 2 μ толщиной, гладкая или усаженная немногочисленными бородавками, собранными в 2—4 ряда, расположенных обычно вдоль споры. Над порой прорастания — хорошо заметный бесцветный сосочек. Ножка бесцветная, короткая. (Рис. 11 и 12).

Примечание. *Ur. minor* по биологии развития очень близок к *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots., но морфологически заметно отличается: у *Ur. minor* телейтоспоры более мелкие, темнее окрашенные, чем у *Ur. nerviphilus* (см. также примечание к *Ur. nerviphilus*).

Биология развития. Ржавчина *Uromyces minor* Schröt. в цикле своего развития имеет две стадии: эцидии и телейтокучки.

Биология развития этого вида изучена очень мало. Согласно опытам Дителя (Dietel, 1895), у *Ur. minor* самовоспроизведения эцидиев не происходит. Опыты его состояли в следующем. 9 июня он искусственно заразил растения *Trifolium montanum* эцидиоспорами *Ur. minor*, взятыми с *T. montanum*. В результате заражения развились телейтокучки. Более подробных данных по развитию гриба не имеется.

Анализируя многочисленные гербарные образцы *Ur. minor* на *T. montanum*, собранные в разное время вегетационного периода с мая по сентябрь включительно, мы убедились в следующем. Как эцидии, так и телейтокучки на *T. montanum* обнаруживаются в течение всего вегетационного периода. Поражение на части образцов проявляется только в виде эцидиев, на других — только в виде телейтокучек (их большинство), но имеются и такие образцы, на которых обнаружены оба спороношения, причем часто эцидии и телейтокучки развиваются на одной и той же пластинке листа. К последнему типу поражения относятся следующие образцы: сборы Родигина в окрестностях города Ульяновска 16 VI 1933, Ганешина в Польше 26 V 1908, Экмана в окрестностях города Вольмара 7 IX 1915, Штукенберг в Пензенской области 7 IX 1911, Шираевского в Тамбовской области 25 V и 8 VI 1910, Навашина в окрестностях Москвы 22 VI 1889; эксиккаты: Rabenhorst — Winter, Fungi europaei № 3013, июнь 1884 г., F. Petrak, Flora Bohemiae et Moraviae, exsiccata № 816, июнь 1913 г., Fuckel, Fungi Rhenani № 388. На пластинках листьев, на которых имеются обе формы спороношений, телейтокучки расположены как отдельно от эцидиев, так и непосредственно прилегая к ним (рис. 11, *В* и *Г*), при этом эцидии и телей-

токучки примерно одного возраста. Развитие телейтокучек в непосредственной близости к эцидиям указывает, что развитие обеих споровых форм в этом случае протекает на одном и том же сплетении мицелия.

На основании имеющихся гербарных образцов можно заключить, что как эцидии, так и телейтокучки *Ur. minor* на *T. montanum* разви-

Рис. 11. *Uromyces minor* Schröt. Общий вид пораженных листьев клевера горного — *Trifolium montanum* L. *А* — лист с эцидиями (натур. вел.); *Б* — лист с телейтокучками (натур. вел.); *В* — лист с эцидиями и телейтокучками; часть телейтокучек расположена вплотную к эцидиокучкам, часть отдельно (натур. вел.); *Г* — то же на части листа (увел. 5). (Ориг.).

ваются повторно в течение всего вегетационного периода. Поскольку опытами Дителя доказано, что самовоспроизведение эцидиев не происходит, надо считать, что повторное образование их в течение вегетационного периода происходит только вследствие способности телейтоспор прорастать вскоре после их образования. Развитие телейтокучек происходит, с одной стороны, как показали опыты Дителя, вследствие прорастания эцидиоспор, с другой стороны, согласно нашим исследованиям, развитие телейтоспор происходит совместно с эцидиями на одном и том

же мицелий, который образуется при прорастании телейтоспор. Полученные данные в отношении развития *Ur. minor* на *T. montanum* не совпадают с имеющимися данными Дителя.

Он указывает, что на *T. montanum* нельзя найти телейтокучек *Ur. minor* совместно с эцидиями, в то время как при развитии *Ur. minor* на американских видах клевера указанное поражение является обычным.

Растения-хозяева и распространение. Судя по просмотренным гербарным образцам, *Uromyces minor* Schröt. паразитирует на *Trifolium montanum* L., *T. ambiguum* M. B., *T. alpestre* L., *T. pratense* L., *T. lupinaster* L. и *T. Bordzilowskyi* Grossh. (на последних трех видах клевера в наших образцах имеются только телейтокучки).

Из числа растений-хозяев, не отмеченных нами при просмотре гербария, в литературе *Ur. minor* указывается еще на *T. Aitonii* Rydb., *T. Macraei* Hook et Arn., *T. albopurpureum* Torr. et Gray, *T. amphianthum* Torr. et Gray, *T. amplectens* Torr. et Gray, *T. andinum* Nutt., *T. bifidum* Gray, *T. decipiens* Greene, *T. breweri* Wats., *T. ciliatum* Nutt., *T. cyathiferum* Lindl., *T. dasyphyllum* Torr. et Gray, *T. dubium* Sibth., *T. eriocephalum* Nutt., *T. Fendleri* Greene, *T. gracilentum* Torr. et Gray, *T. gymnocarpon* Nutt., *T. Hallii* Howell, *T. microcephalum* Pursh., *T. microdon* Hook et Arn., *T. obtusifolium* Hook, *T. oliganthum* Steud. (*T. pauciflorum* Nutt.), *T. olivaceum* Greene, *T. Parryi* Gray, *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.), *T. Rydbergii* Greene, *T. scariosum* Nels., *T. tridentatum* Lindl., *T. stenophyllum* Nutt., *T. variegatum* Nutt., *T. wormskioldii* Lehm. (*Arthur*, 1934).

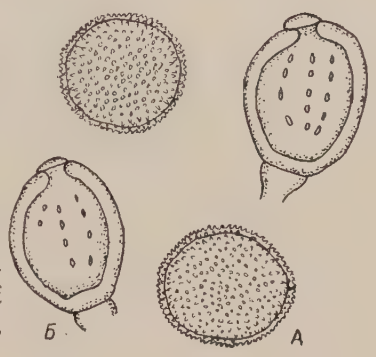


Рис. 12. *Uromyces minor* Schröt. *А* — эцидиоспоры; *Б* — телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

В СССР *Ur. minor* Schröt. имеет следующее распространение.

На *T. montanum* L. отмечен в Ленинградской, Смоленской, Московской, Ивановской, Горьковской, Молотовской, Ульяновской, Курской, Воронежской областях, Башкирской АССР, Татарской АССР, УССР, Ставропольском и Краснодарском краях; на *T. ambiguum* M. B.—в Крымской области и в Кабардинской АССР; на *T. lupinaster* L. — в Амурской области; на *T. pratense* L. — в Саратовской области.

Специализация. По вопросу специализации *Uromyces minor* Schreb. имеются только данные Кобеля (Kobel, 1921), который искусственно заразил *Ur. minor* с *T. montanum* 26 видов клевера. Степень заражения растений не учитывалась. В его опытах отрицательные результаты были получены для *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.), *T. campestre* Schreb., *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll.), *T. badium* Schreb., *T. hybridum* L., *T. repens* L., *T. Thalii* Vill., *T. arvense* L., *T. incarnatum* L., *T. pratense* L., *T. medium* L., *T. rubens* L., *T. glomeratum* L., *T. resupinatum* L., *T. fragiferum* L., *T. tumens* Stev., *T. alpestre* L., *T. ochroleucum* Huds., *T. pannonicum* L., *T. armenium* Willd. (*T. olympicum* Hornem.), *T. alexandrinum* L., *T. maritimum* Huds., *T. squarrosum* L., положительные — для *T. angustifolium* L. и *T. montanum* L.

Таким образом, в опытах Кобеля подавляющее большинство испытанных видов клевера оказались не заразившимися *Ur. minor*. Однако на основании опытов Кобеля заключить, что вид *Ur. minor* с *T. monta-*

num L. узко специализированный, нельзя, так как в его опытах по каждому виду клевера испытывалось очень небольшое количество растений, часто 1—2 экземпляра, что делает полученные им отрицательные результаты мало доказательными.

Uromyces elegans (Berk. et Curt.) Lagerh.

Lagerheim in Tromsó Mus. Aarschetter, 17, 1895, p. 34; Sydow, Monogr. Ured., II, 1910, p. 136; Arthur, Manual, 1934, p. 300.

Syn. *Aecidium elegans* Berk. et Curt. in Ravenel, Fg. Carol. no 188, 1853. — *A. Orobi* DC. var. *elegans* Berkeley, Grevillea, III, 1874, p. 61. — *Pucciniola elegans* Arthur, in N. Amer. Fl., 7, 1921, p. 447.

Exs. Thümen, Mycotheca universalis № 1529, sub *Uromyces striatus* Schröt. f. *Trifolii caroliniani* и № 1024 sub *Aecidium orobi* DC.

Рис. 13. *Uromyces elegans* (Berk. et Curt.) Lagerh. Общий вид пораженных листьев *Trifolium carolinianum* Michx. *А* — лист с эцидиями; *Б* — лист с телейтокучками. (Увел. 2; ориг.).

Спермогонии не обнаружены. Эцидии на нижней стороне листьев, рассеянные, чашевидные, низкие, с широким устьицем. Перидий желтый, светложелтый, с изорванным краем. Эцидиоспоры более или менее шаровидные или округленно многогранные, 16—18 μ в диаметре, по Артюру 10—19×13—21 μ, оболочка бесцветная или почти бесцветная, тонкая, 1—1.5 μ толщиной, покрытая очень частыми мелкими бородавочками.

Уредокучки отсутствуют. Уредоспоры редко в кучках телейтоспор. Уредоспоры шаровидные или несколько вытянутые, 18—22×15—18 μ; оболочка тонкая, 1.5—2 μ толщиной, желтовато-бурая, покрытая шипиками, с 3—4 экваториально расположенными ясно выраженными ростковыми порами.

Телейтокучки на обеих сторонах листьев, но преимущественно на нижней, мелкие, рассеянные или собранные маленькими группами, каштаново-коричневые. Телейтоспоры с широким основанием, яйцевидные, 24—28×16—20 μ, по Артюру 19—27×15—19 μ; оболочка 1.5—2 μ толщиной, каштаново-коричневая, покрытая заостренными зубчиками, соединенными в продольные полоски. Над порой прорастания маленький бесцветный сосочек. Ножка бесцветная, короткая, сильно расширенная около споры.

Телейтоспоры *Uromyces elegans* легко отличаются от телейтоспор всех других видов ржавчин, паразитирующих на клевере, своей фор-

мой и, особенно, строением ножки, которая сильно расширена у основания. (Рис. 13 и 14).

Примечание. Вид очень мало изучен. Кроме диагностического описания, имеются только экспериментальные данные Артюра (Arthur, 1915), касающиеся биологии развития *Ur. elegans*. Артюр провел опыты, в которых 29 марта искусственно заразил растения *T. carolinianum* эцидиоспорами *Ur. elegans*, собранными также на *T. carolinianum*. 18 апреля на зараженных растениях развились телейтокучки. Уредоспоры в опытах Артюра не образовались, также не образовались повторные эцидии.

Траншель (1939, стр. 252) относит вид *Ur. elegans* к группе видов ржавчинных грибов, у которых эцидии развиваются на диффузной грибнице.

Ur. elegans обнаружен в северной Америке на *T. carolinianum* Michx.

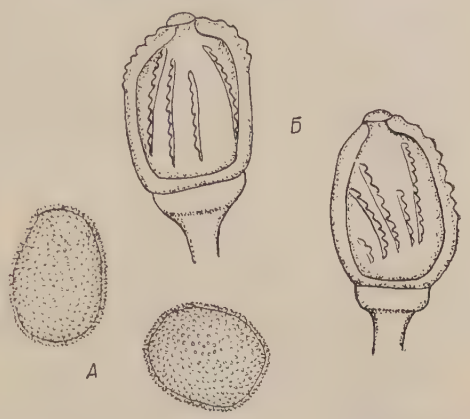


Рис. 14. *Uromyces elegans* (Berk. et Curt.) Lagerh. *А* — эцидиоспоры; *Б* — телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

Uromyces Jaapianus Kleb.

Klebahn, Krypt.-Fl. M. Brand., Va, 1914, p. 239; Траншель, Обзор ржавч. грибов СССР, 1939, стр. 254.

Syn. *Uromyces Trifolii-echinati* Kuschke. Вестн. Тифлисского ботанического сада, XI, 2 (37), 1915, стр. 89.

Спермогонии и эцидии не найдены.

Уредокучки на черешках и обеих сторонах листьев, преимущественно на нижней стороне, рассеянные, мелкие, округлые, вначале покрытые эпидермисом, затем прорывающиеся, светлокоричневые. Уредоспоры шаровидные или коротко эллипсоидные, 22—24×22—24 μ. оболочка желто-оливковатая, 2—3 μ. толщиной, покрытая равномерно по всей поверхности мелкими, тонкими шиповатыми бородавками, ростковых пор 4—6 (по Клебану 5—6).

Телейтокучки на тех же органах растения, что и уредокучки, довольно крупные, иногда сливающиеся, вначале прикрытые пузыревидно вздутым эпидермисом, затем прорывающиеся, черно-коричневые. Телейтоспоры коротко эллипсоидные, реже шаровидные или обратнояйцевидные, 18—24×18—21 μ., чаще 22×20 μ.; оболочка темнокоричневая, 3—3.5 μ. (по Кушке до 4 μ.) толщиной, равномерно покрытая грубоватыми округлыми бородавками (по Клебану — грубыми); над порой прорастания широкий, но очень плоский бесцветный сосочек. Ножка бесцветная, легко отламывающаяся. (Рис 15 и 16).

Примечание. *Ur Jaapianus* имеет большое морфологическое сходство с *Ur. Magnusii* Kleb. Отличаются тем, что телейтоспоры *Ur. Jaapianus* несколько мельче, оболочка их толще и бородавки, покрывающие оболочку, крупнее, чем у *Ur. Magnusii*.

Траншель считает, что описанный позднее Кушке вид *Ur. Trifolii-echinati* на *T. echinatum* M. B. является синонимом *Ur. Jaapianus* Kleb., описанным на *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.). Мы не имели возможности сравнить между собой ржавчины на вышеуказанных видах клевера, так как в нашем распоряжении имелся только образец ржав-

чины на *T. echinatum*, определенный В. Г. Траншелем как *Ur. Magnusii*, а образцов ржавчины на *T. dubium* мы не имели совсем. Описания этих видов, данные их авторами, почти ничем не отличаются друг от друга.

Приведенный мною диагноз дан по образцу *Ur. Jaapianus* на *T. echinatum* M. B., собранному А. и М. Летовыми на Ганджинской селекционной станции и определенному В. Г. Траншелем.

Вид *Ur. Jaapianus* Kleb. не изучен. В. Г. Траншель предполагает, что он так же, как и *Ur. Magnusii* разнохозяйственный с эцидиями на видах молочая, и также относит его к группе видов, похожих на *Ur. anthyllidis* (Grev.) Schröt.

Судя по просмотренным гербарным образцам, *Ur. Jaapianus* Kleb. паразитирует на *T. echinatum* M. B., *T. apertum* Bobr. (*T. panormitanum*

Рис. 15. *Uromyces Jaapianus* Kleb. Общий вид пораженного листа клевера иглистого — *Trifolium echinatum* M. B. с уредо- и телейтокучками. (Увел. 2; ориг.).

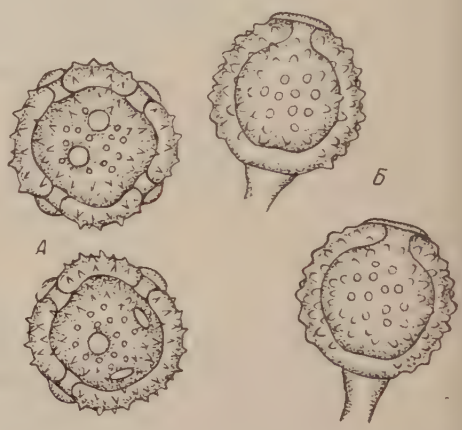


Рис. 16. *Uromyces Jaapianus* Kleb. *А* — уредоспоры; *Б* — телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

auct.), *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.), по Клебану на *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.).

В СССР *Ur. Jaapianus* обнаружен на *T. echinatum* M. B. — в Грузинской ССР (Кареязы) и в Азербайджанской ССР (Ганджа, Шамхор); на *T. apertum* Bobr. — в Краснодарском крае (Сочи).

Uromyces striatus Schröt.

Schröter, Abhandl. Schles. Gesellsch., 1869/72, p. 11; Krypt.-Fl. Schles., 1887, p. 306; Sydow, Monogr. II, 1910, p. 115; Klebahn, Krypt.-Fl. M. Brand., Va, 1914, p. 243; Лопатин, Журн. соц. зерн. хоз., № 2, 1938, стр. 110; Траншель, Обзор ржавч. грибов СССР, 1939, стр. 257.

Syn. *Uredo apiculata* α *Trifolii*, Strauss, Ann. Wetter. Gesellsch., 1811, p. 97 (p. p.). — *U. Fabae* var. *Medicaginis falcata* De Candolle, Fl. Franç., VI, 1915, p. 69. — *Caeoma apiculatum* Schlechtendal, Fl. Berolin., 1824, p. 128 (p. p.); Linnaea, 1826, p. 605 (p. p.). — *C. apiculosum* Link, Spec. Plant., 1825, p. 32 (p. p.).— *Uromyces apiculata* (Str.) Léveillé, Ann. Sc. Nat., 3, VIII, 1847, p. 371 (p. p.). — *Ur. Trifolii* Fuckel, Symb. Myc., 1869, p. 63 (p. p.). — *Ur. Medicaginis-falcatae* Winter, in Rabenhorst,

Krypt.-Fl., 1884, p. 159. — *Nigredo medicaginis* (Pass.) Arthur, N. Amer. Fl., 1912, VII, p. 256. — *Uromyces striatus medicaginis* (Pass.) Arthur, Manual, 1934, p. 299.

E x s. Неводовский, Грибы России, вып. 3-й, № 109; Petrak, Flora Bohem. et Morav. exs., № 437; Schneider, Herb. Schles. Pilze, №№ 701, 483, 484, 485, 486; Rabenhorst, Fungi europ., №№ 1479, 1591, 2181; Briose e Cavara, Funghi paras. del pian. Col. od Utili № 4; Savulescu, Herb. Myc. Romanicum №№ 905, 906, 908; Sydow, Uredineen №№ 757, 105, 356, 656, 1108, 907, 1839; Thumen, Fungi Austriaci №№ 383 sub *Uromyces Trifolii* Fckl. f. *medicaginis lupulinae*, № 144 sub *Ur. medicaginis* Pass.; Rabenhorst, Herb. Mycol. Ed. II, № 362 sub *Ur. apiculata* Strauss. var. *Trifolii*; Thumen, Mycotheca univers. № 1131 sub *Ur. medicaginis* Pass.; Fuckel, Fungi Rhenani № 386 sub *Ur. apiculatus* Lev. f. *Medicaginis* Fuckl.

Рис. 17. *Uromyces striatus* Schröt. Общий вид пораженной части стебля и листьев люцерны посевной — *Medicago sativa* L. с уредокучками. (Увел. 2; ориг.).

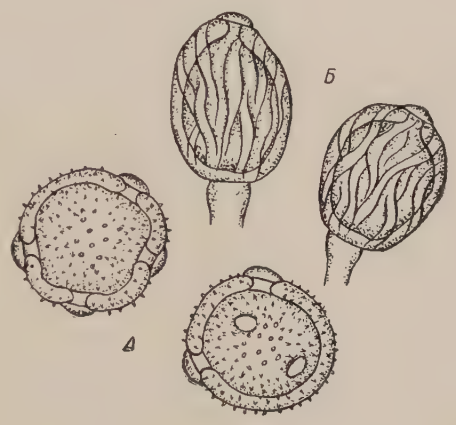


Рис. 18. *Uromyces striatus* Schröt. *А* — уредоспоры; *Б* — телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

Спермогонии и эцидии на листьях видов Euphorbia (см. стр. 166), преимущественно с нижней стороны. Спермогонии, погруженные в ткани листьев и выступающие только верхушкой с отверстием, защищенным пучком парафиз грушевидной формы, 237×179 μ. Спермации 2.5—3×4 μ. Эцидии около 475 μ в диаметре, погружены в ткани листа. Перидиальные клетки бесцветные, 26.5×18.7 μ. Эцидиоспоры шаровидные или округленно многогранные, 22.4×18.7 μ; оболочка бесцветная.[1]

Уредо- и телейтокучки на видах люцерны и клевера (см. стр. 168) при благоприятных условиях почти на всех органах растения-хозяина. Уредокучки округлые или удлиненные, от мелких до довольно крупных, часто сливающиеся, вначале прикрыты эпидермисом, затем прорывающиеся, светлокоричневые, по мере развития телейтоспор принимают более темную окраску. Уредоспоры шаровидные, реже эллипсоидные,

---

[1] Описание спермогониев и эцидиев дано по Лопатину. Материала спермогониев и эцидиев, достоверно относящихся к *Ur. striatus*, я не имела.

19—22×17—21 μ; оболочка светлокоричневая, около 2 μ толщиной, покрытая мелкими шипиками, ростковых пор 4.

Телейтокучки такие же, как уредокучки, но более крупные, черно-коричневые. Телейтоспоры эллипсоидные, обратнояйцевидные или почти шаровидные, 18—23×15—19 μ; оболочка 1.5—2 μ толщиной, каштаново-коричневая, покрытая нежными короткими или более длинными, извилистыми, продольными полосками, над порой прорастания маленький, хорошо заметный бесцветный сосочек. Ножка бесцветная, отламывающаяся. (Рис. 17 и 18).

Примечание. На видах *Medicago*, кроме *Ur. striatus* Schröt., паразитирует еще другой вид ржавчины — *Ur. Magnusii* Kleb., от которого *Ur. striatus* отличается скульптурой оболочки телейтоспор и меньшим количеством проростковых пор в уредоспорах, а не только меньшим количеством проростковых пор в уредоспорах, как это указывает Тетеревникова-Бабаян и др. (1950). В отличие от *Ur. striatus*, оболочка телейтоспор, относящихся к *Ur. Magnusii*, густо покрыта равномерно расположенными довольно мелкими кругловатыми бородавками. Количество проростковых пор в уредоспорах *Ur. striatus* приводится по-разному. Некоторыми авторами они указываются в количестве 4, а Лопатиным — в количестве 2. На материале, который я просматривала, пор было 4, но, конечно, как это почти всегда бывает, не все поры одинаково хорошо заметны.

Биология развития. Разнохозяйность ржавчины *Uromyces striatus* Schröt. была установлена Шретером (Schröter, 1887). Шретер в искусственных условиях заразил эцидиоспорами, взятыми с *Euphorbia cyparissias* L., растения *Trifolium campestre* Schreb. (*T. agrarium* L.), в результате чего на растениях *T. campestre* развились уредо- и телейтоспоры, принадлежащие к *Ur. striatus* Schröt. В дальнейшем опытами Требу (Treboux, 1912), Кобеля (Kobel, 1921) и наблюдениями Лопатина (1938) было установлено, что эцидиальными хозяевами *Ur. striatus*, кроме *E. cyparissias* L., являются также *E. virgata* W. K., *E. uralensis* Fisch., *E. gerardiana* Jacq. и, предположительно, *E. esula* L., а уредо- и телейтоспоры, кроме *T. strepens* Crantz (*T. agrarium* L.), развиваются также и на некоторых других видах *Trifolium* и разных видах *Medicago*.

Развитие *Ur. striatus* в эцидиальной стадии на *E. virgata* (*E. uralensis*), а также уредо- и телейтостадиях на *M. sativa* довольно подробно изучена Лопатиным в условиях Саратовской области. По данным Лопатина, спермогонии *Ur. striatus* на вышеуказанных видах молочая развиваются ранней весной при его отрастании. Эцидии образуются несколько позднее. Появлению эцидиев должна предшествовать температура воздуха в 15—17° С в течение семи дней. Наиболее активное образование эцидиев происходило при температуре воздуха около 20° С. Массовый лет эцидиоспор наблюдался 21 мая.

Поражение молочая дифузное. В результате поражения растения сильно деформируются. Спермогонии и эцидии *Ur. striatus* Schröt. на *E. cyparissias* очень сходны с таковыми у *Ur. pisi* (Pers.) Schröt., для которой *E. cyparissias* является также эцидиальным хозяином. Шретер указывает, что действие *Ur. striatus* и *Ur. pisi* на *E. cyparissias* различное. Под влиянием *Ur. striatus* растения сильно отстают в росте, листья становятся шире и короче, а под влиянием *Ur. pisi* растения, наоборот, становятся прямее и выше, листья утолщаются и вытягиваются в длину. Необходимо проверить экспериментально, насколько постоянно проявляется отмеченная Шретером разница в воздействии обоих видов грибов на растения молочая.

Эцидиоспоры, попадая на восприимчивые виды люцерны и клевера, прорастая, вызывают на них образование уредокучек. Уредоспоры *Ur. striatus* способны к повторному самовоспроизведению. Инкубационный период в среднем равен 10 дням, поэтому при благоприятных условиях образуется то или иное количество генераций. Телейтоспоры развиваются при наступлении неблагоприятных условиях для питающего растения [так же, как у *Ur. fallens* (Desm.) Kern и у *Ur. trifolii-hybridi* Paul], которое вызывается как периодом плодоношения растения-хозяина, при котором максимум питательных веществ идет на образование и созревание семян, так и осенним изменением режима питания растения. Большую роль здесь также играет непосредственное воздействие пониженной температуры на грибницу. Вначале телейтоспоры образуются в кучках вместе с уредоспорами, а позднее образуются плодоношения, состоящие исключительно из телейтоспор.

По данным Лопатина, уредокучки на посевной люцерне появляются примерно через 2—3 недели после созревания эцидиоспор и повторяются до осени, являясь при этом главным источником распространения инфекции и причиняемого вреда. Однако поздней осенью в кучках преобладают телейтоспоры. Ранее всего телейтоспоры развиваются на плодоносящей люцерне, причем чем ближе растения к созреванию, тем больший процент в кучках телейтоспор. Отмечено также, что на более молодых листьях одного и того же растения процент телейтоспор в кучках меньше, чем в кучках на более старых листьях, однако поздней осенью и на молодых листьях образуются плодоношения, состоящие исключительно из телейтоспор. На видах клевера *T. agrarium* и *T. arvense*, являющихся однолетниками, причем рано плодоносящими, образование телейтоспор наступает очень рано. Просматривая образцы *Ur. striatus* на *T. arvense*, собранные в разное время вегетационного периода, мы обнаружили уже очень большой процент телейтоспор в кучках совместно с уредоспорами в образце, собранном в окрестностях Берлина в июне (Exc. Sydow, Uredineen № 105).

Происходит ли прорастание телейтоспор *Ur. striatus* только весной после перезимовки, как это постоянно указывается в литературе, или оно может происходить уже осенью вскоре после их образования, экспериментально никем не проверялось.

Развитию *Ur. striatus* способствует повышенная влажность (Кульжинская и Салунская, 1932; Лопатин, 1938). Например, по данным Лопатина, поражаемость ржавчиной посевов люцерны на орошаемых полях Саратовской области в засушливый 1936 год был 32.6%, а во влажный 1937 год в тех же условиях — 89.3%.

Перезимовка *Ur. striatus* происходит посредством мицелия в корневищах поражаемых видов *Euphorbia* (Klebahn, 1914) и телейтоспорами на живых и отмерших частях растения разных видов люцерны (Лопатин). Указания Лопатина (стр. 122) относительно того, что поражаемость ржавчиной люцерны посевов первого года в условиях Саратовской области проявляется значительно позднее и даже в годы массового развития ржавчины в три раза меньше, чем на люцерне третьего года, может быть отнесено за счет перезимовки гриба и другими способами, как то уредомицелием, не успевшим образовать осенью плодоношения, или мицелием, уже образовавшим осенью уредо- и телейтоспоры или только телейтоспоры, но способного к новому росту весной, после перезимовки, как это наблюдалось у *Ur. fallens* (Desm.) Kern (стр. 118). По данным Боевского (1948), ссылающегося на собственные неопубликованные опыты, перезимовка *Ur. striatus* в виде уредоспор и мицелия

какого?) не имеет места. Единственным источником возобновления инфекции весной на полях люцерны является зараженный молочай.

Так как методика, объем и продолжительность проведенных Боевским опытов не известны и неясно, при каких условиях перезимовки получены эти результаты, правильность его вывода нельзя считать окончательно доказанной.

Поскольку знание способов перезимовки гриба имеет основное значение для выработки правильных мер борьбы с ним, этот вопрос должен быть исследован детально и в разных климатических условиях.

Растения-хозяева и распространение. Судя по просмотренным мною образцам, *Uromyces striatus* Schröt. в стадии уредо- и телейтокучек паразитирует на *Medicago sativa* L., *M. falcata* L., *M. lupulina* L., *M. varia* Mart., *M. coerulea* Less., *M. rigidula* Desr., *Trifolium strepens* Crantz и *T. arvense* L.

Из числа растений-хозяев, не отмеченных мною при просмотре гербария, в литературе *Ur. striatus* указывается еще на *Medicago glutinosa* M. B., *M. denticulata* Willd. (Траншель, 1939), *M. dzawakhetica* Bordz.,[1] *M. hemicicla* Grossh. (Тетеревникова-Бабаян и др., 1950), *M. carstiensis* Wulf, *M. cylindrica*, *M. disciformis* DC., *M. arabica* All. (*M. maculata* Sib.), *M. minima* Grufberg, *M. turbinata* Willd. (*M. neglecta* Guss.), *M. orbicularis* All., *M. hispida* Gaertn. (*M. polycarpa* Willd.), *M. scutellata* (L.) All. (Sydow, 1909), *M. tuberculata* Willd. (Arthur, 1934), *M. media* Pers. (Sydow, 1909; Klebahn, 1914), *Trifolium dubium* Sibth. (*T. filiforme* L., T. *minus* Sm.; Sydow, 1909), *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.; Klebahn, 1914).

В стадии эцидиев, по данным разных авторов, *Ur. striatus* паразитирует на *Euphorbia cyparissias* L., *E. gerardiana* Jacq., *E. virgata* W. K., *E. uralensis* Fisch. и, предположительно, на *E. esula* L.

Ur. striatus в СССР имеет следующее распространение. На *Medicago sativa* L. и *M. falcata* L. отмечается часто в средней и южной полосе Европейской и азиатской части Советского Союза, а на *M. sativa* — также на Дальнем Востоке; на *M. lupulina* L. отмечен в УССР, Свердловской обл., Дагестанской АССР, Грузинской ССР; на *M. coerulea* Less. — в Азербайджанской ССР (Сальяны) и в Армянской ССР; на *M. glutinosa* M. B. — в Грузинской ССР; на *M. rigidula* Desr. — в Крымской области (Судак); на *M. denticulata* Willd. — в Азербайджанской ССР (Кумбаши); на *M. dzawakhetica* Bordz., *M. hemicycla* Grossh., *M. varia* Mart. — в Армянской ССР; на *Trifolium strepens* Crantz (*T. agrarium* L.) — в Московской обл. и в УССР; на *T. arvense* L. — в Воронежской, Тамбовской, Курской областях, УССР, Грузинской ССР и Азербайджанской ССР.

Специализация. Вопросом специализации *Uromyces striatus* Schröt. занимались Шретер (Schröter, 1887), Требу (Treboux, 1912), Артюр (Arthur, 1912), Кобель (Kobel, 1921), Кособуцкий (1934), Лопатин (1938) и Егорова (1940).

Шретер получил положительные результаты при заражении растений *Trifolium strepens* Grantz (*T. agrarium* L.) эцидиоспорами с *Euphorbia cyparissias* L.

Требу провел довольно большое количество опытов. В одних опытах он получил положительные результаты на *Medicago falcata* L., *M. lupulina* L. и *M. sativa* L. при заражении их эцидиоспорами

---

[1] Вид *M. dzawakhetica* Bordz. в работе Тетеревниковой-Бабаян и др. имеет неправильное начертание, а именно *M. Djawachetica* Bordz.

с *Euphorbia gerardiana* Jacq. (опыт 6). В других опытах, при заражении эцидиоспорами, взятыми с *Euphorbia virgata* W. K., положительные результаты были получены для *M. falcata* L., *M. lupulina* L., *M. sativa* L., *M. minima* Grufb., *M. truncatula* Gaertn. (*M. murex* Willd.) и *Trifolium arvense* L. (опыты 6 и 30). При заражении уредоспорами *Ur. striatus*, взятыми с *Medicago lupulina* L., положительные результаты были получены для *Medicago falcata* L. и *M. sativa* L. (опыт 6). В других опытах, при заражении уредоспорами *Ur. striatus*, взятыми с *Medicago falcata* L., положительные результаты были получены для *Medicago lupulina* L., *M. sativa* L., *M. scutellata* Mill., *M. ciliaris* Krock, *M. Echinus* DC., *M. truncatula* Gaertn. (*M. murex* Willd.), *M. hispida* Gaertn. (*M. terebellum* Willd.) и *M. turbinata* Willd. (опыт 6).

Артюр искусственно заразил уредоспорами *Ur. striatus* с *Medicago sativa* L. растения, относящиеся к *Medicago sativa*, *Trifolium pratense*, *T. medium* и *T. repens*, при этом положительные результаты были получены только для *M. sativa*.

Кобель при искусственном заражении эцидиоспорами, взятыми с *Euphorbia cyparissias* L., положительные результаты получил для *Medicago lupulina* L., *M. falcata*×*sativa*, *Trifolium strepens* Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll), *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.), *T. campestre* Schreb. (*T. procumbens* L.) и *T. badium* Schreb. В других опытах Кобель при заражении уредоспорами, взятыми с *M. lupulina*, положительные результаты получил для *T. arvense* L., *T. strepens* Crantz (*T. aureum* Poll., *T. agrarium* L.)[1] и *T. dubium* Sibth. (*T. minus* Sm.).

Кособуцкий, Лопатин, Егорова изучали поражаемость ржавчиной *Ur. striatus* различных сортов и экотипов *Medicago sativa* и *M. falcata*. Все авторы в своих выводах сходятся на том, что поражаемость различных сортов и экотипов сильно различается. Кроме того, темпы развития заболевания на более устойчивых сортах значительно отстают, особенно велика разница в ранние сроки (Кособуцкий, 1934, таблицы, стр. 136), что должно особенно сильно отразиться на различии в урожае и качестве сена. Более подверженными заболеванию оказались сорта и экотипы, происходящие из более сухих районов, т. е. из тех мест, где условия для развития гриба менее благоприятны и поэтому отбор устойчивых форм происходил менее интенсивно, и, наоборот, более устойчивыми оказались сорта и экотипы из районов с теплым и относительно влажным воздухом. У большинства испытанных сортов и экотипов, как слабо поражаемых, так и сильно поражаемых, встречались растения (иногда значительный процент), совершенно не заразившиеся ржавчиной, что указывает на то, что восприимчивость в пределах одного сорта или экотипа тоже сильно колеблется и имеется возможность отбора на устойчивость к ржавчине для выведения иммунных сортов.

Вредоносность и меры борьбы. Ржавчина *Uromyces striatus*, поселяясь на люцерне или клеверах, поражает в первую очередь листья, а при сильном развитии почти все другие части растения, нарушает важнейшие физиологические функции растения и тем самым приводит к потере урожая и снижению качества сена и семян. При раннем появлении ржавчины и при сильной степени поражения растений эти потери достигают огромных размеров. Так, по наблюдениям Кособуц-

---

[1] Кобель приводит по отдельности данные для *T. agrarium* L. и *T. aureum* Poll., которые являются синонимами *Ur. strepens* Crantz.

кого (1934), проводившимся в разных пунктах Средней Азии, пораженные ржавчиной растения люцерны (степень поражения не указывается) потеряли до 63.9% листьев, потери урожая сена достигали 58.4%, а потери урожая семян — 51.6% (по весу).

Снижение урожая семян, по данным Лопатина (1938), в условиях Саратовской области при среднем поражении посевов люцерны ржавчиной выразилось в 30%, а в Воронежской области, по данным Боевского (1948), определялось при слабом поражении в 25%, при среднем — в 45% и при сильном — в 63%.

Новиков (1937) изучал вопрос о нарушении биохимического обмена в листьях люцерны при поражении *Ur. striatus*. Оказалось, что пораженные на 100% растения в конце вегетации (22 IX) потеряли больше $^1/_3$ общего азота.

Таким образом, выяснилось, что поражение ржавчиной люцерны приводит не только к снижению урожая, но и сильно снижает питательную ценность сена, а поскольку снижается азотистость люцерны, снижается и ее роль в обогащении почвы азотом.

Судя по приведенным в литературе данным (Неводовский, 1913; Кособуцкий, 1934; Лопатин, 1938; Каримов, 1939; Боевский, 1948), наиболее радикальными мерами борьбы с *Ur. striatus* на посевной люцерне являются:

1) выведение устойчивых сортов люцерны;
2) своевременное проведение агротехнических мероприятий:
   а) уничтожение промежуточных хозяев — видов молочая (см. стр. 166),
   б) плодосмен,
   в) очистка полей люцерны от остатков урожая,
   г) на сильно зараженных участках люцерны рекомендуется более раннее скашивание — в период бутонизации, когда вред от ржавчины еще не успел сказаться полностью.

Кроме того, снижению вреда от *Ur. striatus* будет способствовать проведение и других правильных и своевременных агротехнических мероприятий, которые должны быть разработаны как для разных природных районов, так и для разных условий культуры и ее назначения, как это сделано Боевским для посевов люцерны на семена в условиях Воронежской области и Лопатиным для культуры люцерны при орошении в условиях Саратовской области.

При разработке агротехнических мероприятий необходимо учитывать, что *Ur. striatus* Schröt., кроме *M. sativa*, поражает целый ряд других видов люцерны и клевера (см. стр. 186), и для некоторых из них опытами по изучению специализации (стр. 168—169) уже доказано, что они могут являться источниками заражения посевной люцерны. Дальнейшее изучение вопросов специализации *Ur. striatus* как на видах молочая, так и на видах люцерны и клевера с целью выявления источников заражения посевной люцерны является весьма актуальным.

Применению фунгисидов в борьбе с ржавчиной на люцерне уделялось очень мало внимания; между тем для люцерны, выращиваемой специально на семена, этот метод мог бы быть вполне применим.

В этом направлении нам известны только опыты Кособуцкого (1934), в которых большого внимания заслуживает применение бордосской жидкости. Опыты проводились в условиях Средней Азии в течение одного вегетационного периода. Согласно данным Кособуцкого, двухкратное опрыскивание бордосской жидкостью, проведенное 19 июня и 5 августа,

при расходе жидкости 1200 л на гектар, привело к сильному снижению темпов нарастания ржавчины, а именно, по учету на 4 августа, на обработанном участке процент зараженных растений был в 6.5 раз меньше, чем на контрольном, а по учету на 29 августа — уже в 15 раз меньше, причем поражение этих растений было значительно слабее — процент пораженных листьев на обработанном участке 29 августа было уже почти в 75 раз меньше, чем на контрольном. Но в тех же опытах опрыскивание люцерны 1%-м раствором медного купороса дало сильные ожоги, а опрыскивание 0.5%-м и 0.1%-м раствором не снижало развития ржавчины. Однократное, двукратное и трехкратное опыливание парижской зеленью с известью дало ожоги. Однократное опыливание люцерны серным цветом не привело к эффективным результатам, а трехкратное опыливание дало снижение не выше, чем на 10—14%.

Uromyces Magnusii Kleb.

Klebahn, Krypt.-Fl. M. Brand., Va, 1914, p. 236. Траншель, Обзор ржавчинных грибов СССР, 1939, стр. 254.

Syn. *Uromyces anthillidis* subsp. *medicagineus* Trotter, Nuovo Giorn. Bot. Ital. n. s., XXII, 1915, p. 523. ? *Ur. trifolii-purpurei* Constantinianu, Annal. Mycol., XIV, 1916, p. 248; Fragoso, Fl. Iber. Ured., II, 1925, p. 91.

Exs. Sydow, Uredineen, № 1664 sub *Ur. Striatus* Schröt.

Спермогонии и эцидии не обнаружены. Уредо- и телейтокучки на черешках и обеих сторонах листьев, но преимущественно с нижней, округлые или продолговатые, не крупные, рассеянные или в группах, часто сливающиеся, вначале прикрытые эпидермисом, затем вскрывающиеся, часто в одних и тех же кучках уредо- и телейтоспоры; уредокучки светлокоричневые; по мере увеличения в них процента телейтоспор они принимают более темную окраску.

Уредоспоры шаровидные или коротко эллипсоидные, 18—27×17—25 μ, по Клебану 18—25×15—21 μ. Оболочка светло- или темносерокоричневая, 2.5—3.5 μ, по Клебану 2—2.5 μ, покрытая редкими тонкими шиповатыми бородавками с 4—6, обычно с 5, по Клебану с 6—7 ясными ростковыми порами.

Телейтоспоры шаровидные или коротко эллипсоидные, 20—25×18—21 μ; оболочка темнокоричневая, 2—2.5 μ толщиной, покрытая по всей поверхности маленькими нежными бородавками. Над порой прорастания — широкий, но очень плоский бесцветный сосочек. Ножка тонкая, бесцветная, легко отламывающаяся. (Рис. 19 и 20).

Примечание. *Ur. Magnusii* морфологически очень близок к *Ur. Jaapianus* Kleb. (см. примечание к *Ur. Jaapianus*). Развитие обоих видов ржавчин, повидимому, происходит одинаково. Возможно, это один и тот же вид, но, чтобы решить этот вопрос, необходимы специальные исследования.

Кроме диагностического описания никаких данных в отношении *Ur. Magnusii* не имеется. Траншель предполагает, что этот вид разнохозяйный с эцидиями на представителях рода *Euphorbia*, и относит его к группе видов, очень похожих на *Ur. anthillidis* (Grev.) Schröt. Константиниану (Constantinianu, 1916) описал вид ржавчины на *Trifolium purpureum* и назвал его *Ur. trifolii-purpurei*. Приведенное им описание ничем не отличается от *Ur. Magnusii*, поэтому мы предполагаем, что *Ur. trifolii-purpurei* является синонимом *Ur. Magnusii* Kleb., но окончательно этот вопрос решить в данный момент невозможно из-за отсутствия в гербарии образца *Ur. trifolii-purpurei* Const.

Судя по имеющимся гербарным образцам, *Ur. Magnusii* паразитирует на *Medicago minima* Grufberg, *M. tuberculata* Willd., *M. orbicularis* All,[1] *M. rigidula* Desr.

В СССР обнаружен: на *M. minima* Grufberg в Крымской обл. (Сакки) и в Ставропольском крае (окр. г. Ворошиловска), в Азербайджанской ССР (Шувеляны), в Таджикской ССР; на *M. orbicularis* All. в Таджикской ССР (окрестности сел. Гульбиста); на *M. rigidula* Desr. в Таджикской ССР (окрестности сел. Гульбиста).

Рис. 19. *Uromyces Magnusii* Kleb. Общий вид части стебля и листьев люцерны маленькой — *Medicago minima* Grufberg с уредо- и телейтокучками. (Увел. 2; ориг.).

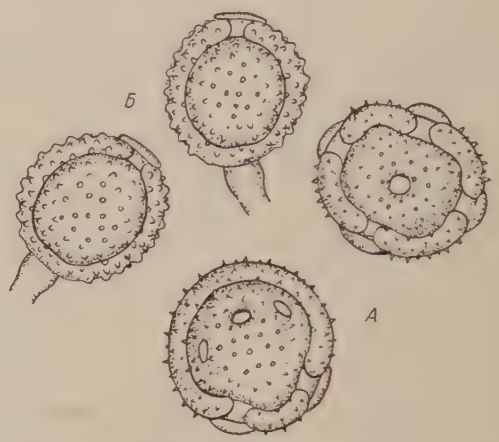


Рис. 20. *Uromyces Magnusii* Kleb. *А* — уредоспоры; *Б* — телейтоспоры. (Увел. 1000; ориг.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании собственных наблюдений и опытов и критического анализа имеющихся в литературе данных можно сделать следующие выводы.

1. На видах клевера и люцерны паразитирует десять видов ржавчинных грибов, все относящиеся к роду *Uromyces*, а именно: *Ur. fallens* (Desm.) Kern., *Ur. trifolii-hybridi* Paul, *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro, *Ur. nerviphilus* (Grogn.) Hots., *Ur. flectens* Lagerh., *Ur. minor* Schröt., *Ur. elegans* (Berk et Curt) Lagerh., *Ur. striatus* Schröt., *Ur. Jaapianus* Kleb. и *Ur. Magnusii* Kleb. Первые семь видов являются однохозяйными и паразитируют только на видах клевера. *Ur. striatus* является разнохозяйным видом; в стадии уредо- и телейтокучек паразитирует на видах люцерны и клевера (стр. 186), в стадии эцидиев — на видах молочая (стр. 168). Виды *Ur. Magnusii* Kleb. и *Ur. Jaapianus* Kleb. не изучены.

2. Проведенными нами опытами, во-первых, подтверждена возможность перезимовки *Ur. fallens* (Desm.) Kern на *Trifolium pratense* посред-

---

[1] В гербарии Отдела споровых растений БИН имеется образец ржавчины на *Medicago orbicularis* All., присланный Сидовым (Sydow, Uredineen, № 1664), определенный им как *Ur. striatus* Schröt. При просмотре этого образца оказалось, что эту ржавчину нужно отнести к *Ur. magnusii* Kleb., а не к *Ur. striatus* Schröt. Паразитируют ли на *M. orbicularis* All. оба указанных вида ржавчин — требует проверки.

ством телейтоспор, эцидио- и уредомицелия, не успевшего осенью образовать соответствующие плодоношения, во-вторых, выявлена возможность перезимовки этой ржавчины посредством мицелия, уже образовавшего осенью уредо- и телейтоспоры и способного весной к новому росту и образованию уредоспор, в-третьих, установлено, что в условиях Ленинградской области перезимовка *Ur. fallens* посредством уредоспор не происходит.

3. Вопреки распространенному в литературе мнению, повторное заражение растений *T. repens* в течение одного вегетационного периода ржавчиной *Ur. flectens* Lagerch. происходит вследствие способности телейтоспор этого гриба прорастать вскоре после своего образования. Перезимовка же этого гриба происходит посредством телейтоспор и телейтомицелия, не успевшего осенью образовать плодоношения.

4. Контроль жизнеспособности телейтоспор *Ur. flectens* Lagerh. должен проводиться обязательно в капле воды на живом растении, так как в капле воды, нанесенной на предметное стекло и помещенной во влажную чашку Петри при обычной комнатной температуре, телейтоспоры этого гриба или совсем не прорастают, или дают низкий процент прорастания. Те же телейтоспоры в капле воды, нанесенной на листья *T. repens* (или другие растения), при тех же условиях дают всегда процент проросших спор, близкий к 100.

5. Перезимовка *Ur. striatus* происходит посредством мицелия в корневищах поражаемых видов молочая и в виде телейтоспор на разных видах люцерны и клевера. Вопрос о возможности перезимовки гриба другими способами требует дальнейшего изучения.

6. Изучение специализации по отношению к разным видам клевера производилось со следующими ржавчинами: *Ur. fallens* (Desm.) Kern, взятой с *T. pratense* L. и *T. ochroleucum*, *Ur. trifolii-hybridi* Paul с *T. hybridum* L., *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro с *T. repens*, *Ur. flectens* с *T. repens* и *T. fragiferum* и *Ur. minor* Schröt. с *T. montanum*.[1] Результаты собственных опытов и опытов, опубликованных в литературе, сведены в табл. 4.

7. В опытах по изучению специализации выяснилось, что растения из различных образцов одного и того же более или менее восприимчивого вида клевера часто заметно различались своей восприимчивостью к одному и тому же образцу ржавчины, хотя и находились в опыте в одинаковых условиях. Более того, восприимчивость растения в пределах одного образца также часто различалась. Это объясняется, с одной стороны, наличием у видов ржавчины, взятых с определенного растения-хозяина, рас, обладающих различной вирулентностью, с другой стороны, наличием у видов клевера более или менее мелких систематических единиц, отличающихся своей восприимчивостью к расам ржавчины.

8. Наиболее полно в отношении специализации по разным видам клевера изучены *Ur. fallens* (Desm.) Kern с *T. pratense*, *Ur. trifolii-hybridi* Paul с *T. hybridum*, *Ur. flectens* Lagerh. с *T. repens* и *Ur. trifolii-repentis* (Cast.) Liro с *T. repens*.

Каждым из этих видов ржавчины заражалось около 50 % изучавшихся видов клевера, однако большинство видов поражалось слабо.

Заметной закономерности в заражаемости вышеуказанными ржавчинами различных видов клевера в зависимости от их положения в системе внутри рода (Флора СССР) не наблюдается.

---

[1] Данные в отношении *Ur. striatus* выделяются далее особо.

Таблица 4

Подроды и секции рода *Trifolium*	Виды *Trifolium*	*Ur. fallens* (Desm.) Kern с *T. pratense* L.	*Ur. fallens* (Desm.) Kern с *T. ochroleucum* Huds.	*Ur. trifolii-hybridi* Paul с *T. hybridum* L.	*Ur. trifolii-repentis* (Cast) Liro с *T. repens* L.	*Ur. flectens* Lagerh. с *T. repens* L.	*Ur. flectens* Lagerh. с *T. fragiferum* L.	*Ur. minor* Schröt. с *T. montanum* L.
Подрод *Trifoliastrum* Ser.								
Секц. *Lupinaster* L.	*T. lupinaster* L.	—	...	+	...	—	...	...
	T. alpinum L.	+	+	+	+	—?	...	...
Секц. *Neoamoria* Lojac . .	*T. carolinianum* Michx.	—?	...	—?	—?	...	...	...
	T. reflexum L.	—?	...	—?	—?	...	...	...
Секц. *Amoria* Presl	*T. Bordzilowskyi* Grossh.	—	...	...	...	...	...	...
	T. montanum L.	—	—?	+	+	+[1]	—?	+
	T. ambiguum M. B.	—	...	...	...	—	...	...
	T. Thalii Vill.	+	...	+	+	+	...	—?
	T. palescens Schreb.	—?	...	+	+	+	+	...
	T. repens L.	—	—?	—	+[3]	+[3]	—?	—?
	T. hybridum L. (*T. elegans* Savi)	—	—?	—[4]	+	+[1]	+	—?
Секц. *Micranthemum* Presl	*T. parviflorum* Ehrh.	—	...	+	+	...	...	...
	T. cernuum Brotero	+[3]	...	...	...	+[4]	...	...
	T. glomeratum L.	—	...	+	+	+	...	—?
	T. suffocatum L.	—?	...	...	...	...	...	...
Секц. *Mistylus* Presl	*T. spumosum* L.	...	...	+	...	...	...	...
Секц. *Chronosemium* Ser. .	*T. spadiceum* L.	—	...	...	...	+	...	...
	T. badium Schreb.	...	...	—?	—?	—?	...	—?
	T. speciosum Willd.	—	...	...	...	—?	...	...
	T. strepens Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll.)	—	—?	—?	—?	+	+	—?
	T. campestre Schreb. (*T. procumbens* L.)	—	...	—?	—?	—	...	—?
	T. patens Schreb.	—	...	...	...	+?	...	...
	T. dubium Sibth. (*T. minus* Sm.)	—	...	—?	—?	—[1]	...	—?

Примечание. В таблице приняты следующие условные обозначения: + вид поражается данной ржавчиной, для оценки степени поражаемости данных еще недостаточно; +[1] вид в значительной степени устойчивый к данной ржавчине; +[2] вид умеренно устойчивый к данной ржавчине; +[3] вид умеренно восприимчивый к данной ржавчине; +[4] вид сильно восприимчивый к данной ржавчине; — вид иммунный к данной ржавчине; —? вид клевера в опытах не заражался данной ржавчиной, но для отнесения его к иммунным данных еще недостаточно; ... вид клевера в опытах по отношению к данной ржавчине не испытан.

Таблица 4 (*продолжение*)

Подроды и секции рода *Trifolium*	Виды *Trifolium*	*Ur. fallens* (Desm.) Kern с *T. pratense* L.	*Ur. fallens* (Desm.) Kern с *T. ochroleucum* Huds.	*Ur. trifolii-hybridi* Paul с *T. hybridum* L.	*Ur. trifolii-repentis* (Cast) Liro с *T. repens* L.	*Ur. flectens* Lagerh. с *T. repens* L.	*Ur. flectens* Lagerh. с *T. fragiferum* L.	*Ur. minor* Schröt. с *T. montanum* L.
Секц. *Galearia* Presl . . .	*T. fragiferum* L.	—	—?	+	+	+[2]	+	—?
	T. tumens Stev.	—?	...	—?	+	+	...	—?
	T. resupinatum L.	+[1]	...	+	+	+	...	—?
	T. tomentosum L.	+	...	+	...	...	...	...
Подрод *Lagopus* Bernh.								
Секц. *Stenostoma* Gib. et Belli . . .	*T. canescens W.*	+	...	...	...	...	...	...
	T. trichocephalum M. B.	—	...	...	...	—	...	...
	T. pannonicum Jacq.	+[1]	+	—?	—?	+[1]	...	—?
	T. caucasicum Tausch (*T. squarrosum* M. B.)	+	...	+	+	...	...	...
	T. armenium Willd. (*T. olympicum* Horhem.)	+	—?	+[1]	+	+	...	—?
	T. ochroleucum Huds.	—	+	+	—?	—?	...	—?
	T. maritimum Huds.	...	+	+	...	—?	...	—?
	T. squarrosum L.	+	+	+	+	—?	...	—?
	T. purpureum Lois.	+	...	...	...	...	...	...
	T. angustifolium L.	+[1]	—?	+[3]	+	+[1]	...	+
Секц. *Prosbatostoma* Gib et Belli . .	*T. Molineri* Balb.	+	...	...	...	...	...	...
	T. incarnatum L.	+[2]	—?	+	+	+	...	—?
	T. scabrum L.	+	...	+	...	—?	...	...
	T. striatum L.	+	...	...	...	...	...	...
Секц. *Trichostoma* Bobr.	*T. medium* L.	—	—	—	—	—	...	—?
	T. alpestre L.	+[1]	—?	—	+	+	—?	—?
	T. rubens L.	+[1]	—?	+	+	+	+	—?
	T. pratense L.	+[4]	—	—	—	—	...	—?
	T. fontanum Bobr.	+[4]	...	...	...	...	...	...
	T. diffusum Ehrh.	+[3]	...	...	...	—	...	...
Секц. *Hiantia* Bobr. . . .	*T. alexandrinum* L.	+[1]	—?	+	+	+[1]	—?	—?
	T. hirtum All.	+	...	...	...	...	...	...
	T. lappaceum L.	+[2]	...	...	...	—	...	...
	T. arvense L.	+[1]	+	+	—	+[1]	+	...
Секц. *Calycomorphum* Presl	*T. subterraneum* L.	+[2]	...	+[2]	—	...	...	...

9. Специализация *Ur. striatus* Schröt. изучена слабо. В табл. 5 сведены положительные результаты, полученные в опытах разных исследователей. Степень восприимчивости видов как люцерны, так и клевера к *Ur. striatus* ни в одном случае не учитывалась.

10. Ржавчины, паразитирующие на различных видах клевера и люцерны, наносят огромный вред сельскому хозяйству тем, что сильно снижают урожай сена и семян, ухудшают качество сена и ослабляют столь ценное свойство этих культур — способность обогащать почву азотом; это делает весьма актуальной разработку мероприятий по борьбе с ржавчинами на этих культурах.

11. Наиболее радикальным средством борьбы с ржавчиной является выведение иммунных сортов. Возможность выведения таких сортов как в отношении клевера, так и люцерны подтверждается неодинаковой устойчивостью растений, выращенных из разных образцов семян, и наличием сильно устойчивых или иммунных растений, выращенных из одного и того же образца семян.

12. Своевременное проведение комплекса агротехнических мероприятий может сильно снизить потери от ржавчины.

Для борьбы с *Ur. striatus*, кроме того, является совершенно необходимым уничтожение промежуточных хозяев — видов молочая. В настоящее время эцидиальными хозяевами установлены *Euphorbia cyparissias* L., *E. gerardiana*, *E. virgata* W. K. (*E. uralensis* Korsh.) и, предположительно, *Ur. esula* L. Выявление других видов молочая как эциди-

Таблица 5

Вид люцерны и клевера	При заражении					
	эцидиоспорами с:			уредоспорами с:		
	Euph. cyparissias	*Euph. virgata*	*Euph. gerardiana*	*Med. lupulina*	*Med. falcata*	*Med. sativa*
M. sativa L.		+	+	+	+	
M. falcata L.		+	+	+		
M. lupulina L.	+	+	+		+	
M. minima Grufberg		+				
M. truncatula Gaertn. (*M. murex* Willd.)		+			+	
M. scutellata (L.) All.					+	
M. ciliaris Krock.					+	
M. echinus DC					+	
M. hispida Gaertn. (*M. terebellum* Willd.)					+	
M. turbinata Willd.)					+	
M. falcata × *sativa*	+					
T. strepens Crantz (*T. agrarium* L., *T. aureum* Poll)	+			+		
T. campestre Schreb. (*T. procumbens* L.)	+					
T. dubium Sibth. (*T. minus* Sm.)	+			+		
T. badium Schreb.	+					
T. arvense L.		+		+		

альных хозяев *Ur. striatus* имеет большое значение для усиления мер борьбы.

13. Применение фунгисидов для борьбы с ржавчиной клевера, а также люцерны в вегетационный период изучено очень слабо. Из опубликованного по этому вопросу материала несомненно заслуживают внимания опыты Кособуцкого (см. выше, стр. 170) по применению бордосской жидкости на семенной люцерне.

ЛИТЕРАТУРА[1]

Архангельская Л. Н. Болезни люцерны в Каракалпакии. Сборник результатов работ Стазра СоюзНИХИ, 1939.

Бобров Е. Г. Род клевер — Trifolium L. Флора СССР, т. XI, М.—Л., изд. АН СССР, 1945.

Бобров Е. Г. Виды клеверов СССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, серия I, Флора и систематика высших растений, вып. 6, М.—Л., изд. АН СССР, 1947.

Боевский А. С. Результаты изучения болезней семенной люцерны и меры борьбы с ними. Итоги работ Воронежской станции защиты растений за 1947 год, вып. XII, 1948.

Васильченко И. Т. Люцерна — лучшее кормовое растение. Монограф. обзор многолетних видов рода Medicago L., относящихся к секции Falcago Rchb. emend Boiss. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, серия I, Флора и систематика высших растений, вып. 8, М.—Л., изд. АН СССР, 1949.

Гроссгейм А. А. Род люцерна — Medicago L. Флора СССР, т. XI, М.—Л., изд. АН СССР, 1945.

Егорова А. А. Отношение экотипов люцерны к грибным заболеваниям. Докл. Всесоюзн. Акад. с/х наук им. Ленина, № 8, М., Сельхозгиз, 1940.

Еленев П. Список грибов, собранных в Смоленской губернии летом 1897 и 1899 годов П. Еленевым. Известия Моск. с/х инст., кн. 3, 1904.

Каракулин Б. П. К вопросу о влиянии грибных паразитов на урожай клевера. Болезни растений, № 1, Пгр., 1921.

Каримов М. А. Оценка влияния способов посева люцерны на поражаемость ее грибными заболеваниями. Сборник результатов работ Стазра СоюзНИХИ за 1939 год.

Кокин А. Я. Исследования больного растения. Петрозаводск, 1948.

Кособуцкий М. И. Болезни люцерны. Бюлл. Среднеаз. научно-исслед. инст. по хлопководству, № 4—5, 1934.

Кульжинская К. П. и Салунская П. И. Болезни кормовых бобовых трав. Изд. Упр. службы учета вредителей и болезней с/х культур. 1932.

Купревич В. Ф. Физиология больного растения. М.—Л., изд. АН СССР, 1947.

Курсанов Л. И. К истории развития ржавчинников с повторным образованием эцидиев. Журн. Русск. бот. общ., т. I, Пгр., 1917.

Курсанов Л. И. Морфологические и цитологические исследования в группе Uredineae. М., 1915.

Кушке Ю. Новости грибной флоры Кавказа. Вестн. Тифл. бот. сада, XI, 2 (37), 1915.

Лисицын П. И., Оболенский Н. Н., Комарова А. А. Красный клевер СССР. Труды селекц. отд. Шатиловск. опытн. станции, М.—Л., Сельхозгиз, 1934.

Лобик А. И. К вопросу о влиянии паразитных грибков на урожай клевера (предварительное сообщение). Болезни растений, № 4—5, Пгр., 1914.

Лобик А. И. К вопросу о влиянии паразитных грибков на урожай клевера. Болезни растений, Пгр. 1922.

Лопатин В. И. Болезни люцерны и меры борьбы с ними. Соц. зерн. хоз., № 2, Саратов, Сарат. Гос. изд., 1938.

Наумов Н. А. Ржавчины хлебных злаков в СССР. Л., Сельхозгиз, 1939.

Неводовский Г. Грибные вредители культурных и дикорастущих полезных растений Кавказа в 1912 г. 1-е приложение к Тр. Тифл. бот. сада, вып. XV, кн. 3. 1913.

---

[1] Литературные источники, содержащие только диагнозы видов, приведены при соответствующих видах и в данный список не включены.

Новиков В. А. Нарушение биохимического обмена в листьях люцерны при поражении ржавчиной Uromyces striatus Schroet. Докл. АН СССР, Новая серия, т. XV, № 1, М., Изд. АН СССР, 1937.
Сергеева К. С. К вопросу о проращивании спор грибов. Природа, № 7—8, Казань, изд. АН СССР, 1942.
Сергеева К. С. О способах перезимовки ржавчины Uromyces fallens. Природа, № 4, Л., Изд. АН СССР, 1948.
Снагоров Г. Е. Материалы к флоре паразитных грибов Харьковской губ. Тр. Бот. инст. Харьк. унив., № 28, 1915.
Степанцев И. Н., Каратенко З. И., Леонтьева М. В. Вредители и болезни люцерны в Узбекистане и борьба с ними. Ташкент, 1946.
Тетеревникова-Бабаян Д. Н., Кечек Н. А., Степанян Т. Г. Болезни люцерны в Армянской ССР. Изв. АН АрмССР, биол. и с/х науки, т. III, № 3, Ереван, 1950.
Траншель В. Г. Обзор ржавчинных грибов СССР. М.—Л., изд. АН СССР, 1939.
Трусова Н. П. Грибные болезни красного клевера. Тр. маточного семен. рассадн. корм. трав «Узкое», вып. I, отчет за 1924—25 гг.
Трусова Н. П. Болезни красного клевера и влияние их на урожай семян. Термическая дезинфекция. Опыление красного клевера и пути клеверного семеноводства. М., кооперат. изд. «Жизнь и знание», 1933.
Уткин М. С. Явление иммунитета разных видов клеверов к видам рода Uromyces и влияние Urom. Trifolii на урожай красного клевера. Научно-агроном. журн., № 11, М., Гос. Техн. изд., 1924.
Ячевский А. А. Грибные и бактериальные болезни клевера. Бюро по миколог. и фитопатолог. Уч. Комит. Тула, 1916.
Arthur J. C. An interesting unpublisched work on Fungi. Torreya, v. 4, № 2, Lancaster, Pa., 1904.
Arthur J. C. Cultures of Uredineae in 1910. Mycologia, v. IV, № 2, Lancaster, Pa., 1912.
Arthur J. C. Cultures of Uredineae in 1912, 1913 and 1914. Mycologie, v. VII, № 2, Langaster, Pa., 1915.
Constantinianu J. C. Über einige neue rumänische Uredineen. Ann. Mycol., 14, Berlin, 1916.
Davis W. H. The aecial stage of alsike clover rust. Proc. Jowa Acad. Sc., v. XXIV, 1917.
Davis W. H. Mammoth clover rust. Proc. Jowa Acad. Sc., v. XXVI, 1919.
Davis W. H. Summary of investigations on clover rusts. Mycologia, v. XVI, № 5, Lancaster, Pa., 1924.
De Candolle A. P. Flore Française, t. II. Paris, 1805 (1815).
Desmaziéres I. B. H. I. Plantes cryptogames. Ann. Sc. Natur., ser. 3, v. 3—4, Paris, 1845.
Dietel P. Verzeichnis der in der Umgebung von Leipzig beobachteten Uredineen. Sitzungsber. d. naturforsch. Ges. Leipzig, 1888—1889.
Dietel P. Über Rostpilze mit wiederholter Aezidienbildung. Flora, Bd. 81, Marburg, 1895.
Hoffer G. N. An Aecium on red clover, Trifolium pratense L. Proc. Ind. Acad. Sc., 1916.
Howell J. K. The clover rust. Cornell. Univ. Bull. Agr. Exp. Stat. XXIV, 1890.
Kern F. D. The rusts of white and red clover. Phytopathology, v. 1, New York, 1911.
Kobel F. Zur Biologie der Trifolien-bewohnenden Uromycesarten. Centralbl. f. Bakteriol., Paras. u. Infekt. Bd. 52, Abt. 2, Jena, 1921.
Liro S. J. Kulturversuche mit finnischen Rostpilzen. Acta soc. fauna et flora Fennica, v. 29, № 6, Helsingfors, 1906.
Mains E. B. Observations concerning clover diseases. Proc. Ind. Acad. Sc., v. 37, 1928.
Mains E. B. Host specialisation of Uromyces Trifolii. Michigan Acad. Sc., v. XXI, 1936.
Paul H. Vorarbeiten zu einer Rostpilz-(Uredineen) Flora Bayerns. Kryptogam. Forschungen, Bd. I, № 2, München, 1917.
Schröter J. Entwickelungsgeschichte einiger Rostpilze. Beit. z. Biol. Pflanzen. Bd. 3, Breslau, 1883.
Schröter J. Die Pilze in Kryptogamen-Flora von Schlesien. 1889.
Treboux O. Infektionsversuche mit parasitischen Pilze. Ann. Mycol., 10, Berlin, 1912.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

Т. Л. НИКОЛАЕВА

ВИДЫ IRPEX И HIRSCHIOPORUS ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СОЮЗА ССР И КАВКАЗА

Род *Irpex* sensu lato, несмотря на небольшое число относящихся сюда представителей, в систематическом отношении является одним из труднейших. Впервые он был установлен Фризом в «Systema Orbis Vegetabilis» (1825). Несколько позднее в «Elenchus Fungorum» (1828) Фриз описывает 10 видов этого рода, причем первым приводится *Irpex pendulus* (Alb. Schw.) Fr., который, вероятно, и следует считать типом рода. Фриз широко трактовал род *Irpex* и относил к нему все виды с зубчатым или лопаточковидным гименофором, сетчатовидно соединенным у основания. В результате такого толкования виды, входящие в этот род, представляли довольно разнородную группу грибов, не связанную общими признаками родства. В таких границах род *Irpex* сохранился в русской, а также в большей части иностранной литературы и до настоящего времени.

В системе высших базидиальных грибов род *Irpex*, основанный на строении гименофора, долгое время занимал место в сем. *Hydnaceae* и только в 1887 г. Патуйяром (Patouillard, Les Hyménomycètes d'Europe) был перенесен в сем. *Polyporaceae*, хотя и в несколько ином толковании. В 1888 г. Келе (Quélet), сохранив род *Irpex* в понимании Фриза, также перенес его в сем. *Polyporaceae*. Новое положение этого рода в системе в дальнейшем было закреплено Бурдо и Гальзеном (Bourdot et Galzin, 1928), Донком (Donk, 1933), Пилатом (Pilát, 1936—1942) и другими, хотя в то же время американские, шведские и некоторые другие микологи Европы, следуя системе Фриза, продолжали относить род *Irpex* к сем. *Hydnaceae*. Принимая во внимание, что представители рода *Irpex* имеют признаки, в равной степени характерные как для сем. *Hydnaceae*, так и для сем. *Polyporaceae*, я думаю, что этот род, как переходный между этими двумя семействами, одинаково может занимать место и в сем. *Polyporaceae*, приближаясь к роду *Polystictus* (= *Coriolus*), и в сем. *Hydnaceae*, непосредственно следуя за родом *Mycoleptodon* Pat. (= *Hydnum* pr. p.), образуя как бы вершину всего семейства *Hydnaceae*.

В современной систематике трутовых (*Polyporaceae*) и ежевиковых (*Hydnaceae*) грибов характер гименофора все же играет большую роль, но обычно не является ведущим признаком в установлении рода. Это касается также и рода *Irpex* sensu lato. Так, например, по макро- и микроскопическим признакам с несомненностью явствует родственность между *Polyporus* (=*Polystictus*, *Coriolus*) *abietinus* Fr., *Irpex* (=*Hydnum*, *Sistotrema*) *fusco-violaceus* Fr. и *Lenzites* (=*Coriolus*) *laricina* Karst., между тем как гименофор у этих видов различен. У *P. abietinus* гимено-

фор трубчатый, переходящий иногда в ирпексовидный, у *I. fusco-violaceus* — радиально пластинчатый, в различной степени надрезанный, и наконец, у *L. laricina* гименофор в виде хорошо развитых, нередко почти цельных пластинок, сходных с таковыми у рода *Lenzites*. Несмотря на различие в структуре гименофора, близость подобных видов, к тому же характеризующихся специфическими особенностями, отличающими их от других видов из рода *Irpex*, не вызывает сомнений и дает полное основание для создания нового рода *Hirschioporus*, который вполне правильно был установлен Донком в 1939 г. Несколько позднее, в 1941 г., А. С. Бондарцев и Р. А. Зингер расширили границы этого рода, включив в него еще *Polyporus pergamenus* Fr. (=*Polystictus*, *Coriolus*), который, по существу, отличается только иным строением ткани, а в остальном, даже вызываемой им коррозионной гнилью, очень сходен с указанными видами.

Таким образом, после исключения из бывшего рода *Irpex* всех видов, относящихся к роду *Hirschioporus*, из всех оставшихся обращают на себя внимание *Irpex pendulus* (Alb. Schw.) Fr. и *I. pachyodon* (Pers.) Quél., которые по совокупности своих признаков не соответствуют характеристике рода и, следовательно, должны быть из него исключены. *I. pendulus*, имеющий мясистые плодовые тела в свежем и хрупкие в сухом состоянии, повидимому, правильнее относить к роду *Radulum*, как это было сделано еще ранее, в 1887 г., Патуйяром (loc. cit.), а затем Келе (Quélet, 1888). Что же касается *I. pachyodon*, то определить его место в системе ежевиковых грибов мы пока затрудняемся из-за отсутствия у нас образцов. Пилат (Pilát, 1936—1942, p. 326) включает этот вид, точно так же как и все другие виды рода *Irpex*, в род *Trametes*.

В отношении *I. Galzini* Quél. Бурдо и Гальзен сообщают, что этот вид родствен *Poria sinuosa* Fr. Пилат, видевший образец этого вида из гербария Бурдо, полагает, что это только форма последнего. *I. Galzini* мы не видели, но по описанию он действительно очень сходен с *P. sinuosa*, нам хорошо известной.

Здесь следует сказать еще несколько слов о столь часто описываемых видах, как *Irpex obliquus* (Schrad.) Fr., *I. deformis* Fr. и *I. paradoxus* (Schr.) Fr. По исследованиям Бурдо и Гальзена (Bourdot et Galzin, 1928), вполне согласующимся с нашими наблюдениями, все три вида представляют лишь различные формы одного и того же организма, а именно *Poria mucida* (Pers.) Fr.

Все перечисленные выше и подлежащие исключению из рода *Irpex* виды грибов в нашей работе не описываются, но, ввиду их внешнего сходства в некоторых случаях с представителями рода *Irpex*, помещены в ключ для определения видов этого рода. В этот же ключ пришлось поместить и некоторые виды грибов из других родов, как, например, *Daedalea unicolor* (Bull.) Fr. и *Trametes cervina* (Schw.) Bres., у которых гименофор очень часто принимает ирпексовидную форму.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ИЗ РОДОВ IRPEX И HIRSCHIOPORUS

1. Плодовые тела распростерто-отогнутые или в виде хорошо развитых шляпок . . . . . 2.
— Плодовые тела распростертые . . . . . 12.
2 (1). В гимениальном слое имеются цистиды или, реже, проводящие гифы (латициферы) . . . . . 3.
Цистид и проводящих гиф нет . . . . . 9.
3 (2). Гименофор пурпурово-фиолетовый, если бурый, то обычно с серым налетом; гниль коррозионная . . . . . 4.

— Гименофор белый, охряный или несколько буроватый без серого налета; гниль обычно деструктивная . . . . . 7.

4 (3). Ткань двухслойная; наружный слой рыхлый, войлочный, за ним следует буроватый, плотный, кожисто-восковидный, в сухом состоянии хрящевато-упругий слой. На хвойных породах . . . . 5.

— Ткань однослойная, белая или слегка желтоватая, волокнисто-кожистая. На лиственных породах, обычен . . . . . 6. **H. pergemenus** (Fr.) Bond. et Sing.

5 (4). Гименофор состоит из мелких трубочек (поры 2—3 на 1 мм), с тонкими цельными или ирпексовидно разорванными стенками; споры 6.5—8×2.5—3 μ . . . . . 3. **H. abietinus** (Dicks. ex Fr.) Donk.

— Гименофор развивается радиальными, редко почти цельными, но обычно разорванными на зубцы пластинками, по краю шляпки соединяющимися анастамозами друг с другом; споры 5.5—7.5×2—3.25 μ . . . . . 6.

6 (5). Войлочный слой шляпки обычно развит хорошо; вся поверхность серая или чаще охряная, слабо концентрически бороздчатая, пластинки сильно надрезаны; споры 6—6.5×2.5—3.25 μ. На различных хвойных, обычен . . . . . 4. **H. fusco-violaceus** (Ehrenb. ex Fr.) Donk.

— Войлочный слой развит слабо; поверхность серая, чернеющая у основания, с частыми, явно выраженными концентрическими бороздками; пластинки гименофора хорошо развиты, обычно слабо надрезаны; споры 5.5—7.5×2—2.5 (3) μ. Преимущественно на лиственнице, редок . . . . . 5. **H. laricinus** (Karst.) Nikol.

7 (3). Имеются проводящие гифы (латициферы); шляпки часто оттянуты как бы в ножку; гименофор в виде плоских, листовидных, конически суживающихся к вершине, цельных или надрезанных выростов, более или менее радиально расположенных; споры 4.5—5×2—2.5 μ. Редок . . . . . 2. **I. foliaceo-dentatus** Nikol.

— Имеются цистиды; шляпки, гименофор и споры иные. Виды обычные . . . . . 8.

8 (7). Цистиды крупные, далеко выступающие за пределы гимения, инкрустированные по всей поверхности или у вершины, реже без инкрустаций; шляпки мелкие 1—3×2—4×0.1—0.3 см; гифы с перегородками, без пряжек; споры 4—6.5×2—3 μ; гниль деструктивная . . . . . 1. **I. lacteus** Fr.

— Цистиды мелкие, едва выступающие из гимения, 16—27×4—5 μ; шляпки обычно более крупные; гифы с редкими пряжками; споры 5.5—6.5×2—2.5 μ; гниль коррозионная . . . . . 6. **H. pergamenus** (Fr.) A. Bond. et R. Sing.

9 (2). Шляпка часто прикреплена к субстрату с дорзальной стороны. Все плодовое тело мясистой консистенции, по высыхании хрупкое; гименофор в виде цельных, расширяющихся к вершине лопаточек, иногда пальцевидно надрезанных. На хвойных породах, очень редок . . . . . **I. pendulus** (Alb. Schw.) Fr.

— Плодовое тело мясисто-кожистой или кожистой консистенции . . 10.

10 (9). Поверхность шляпки мохнато-щетинистая, зональная, грязновато-серая или охряная до рыжеватой, на резрезе ткани можно видеть бурую линию . . . . . **Daedalea unicolor** (Bull.) Fr.

— Поверхность иная; бурой линии нет . . . . . 11.

11 (10). Поверхность голая, гладкая или неясно бороздчатая, белая, затем кремовая; гименофор состоит из шипов шиловидной формы, часто сросшихся, или из образующих канальцы изогнутых пласти-

нок, особенно у края шляпки; гифы тонкостенные; споры с 1 каплей, 5—8×4.5—6.5 μ . . . . . **I. pachyodon** (Pers.) Quél.

— Поверхность покрыта плотно прижатыми волосками, несколько шелковистая или мягко шерстистая, затем шероховатая, слабо зональная, белая, кремовая, розовато-кремовая или светлокоричневая; гименофор состоит обычно из притупленных зубцов, соединенных у основания; гифы сплошные, реже толстостенные; споры обычно с полярными каплями 5—7×2—2.5 μ . . . . . **Trametes cervina** (Schw.) Bres.

12 (1). В гимениальном слое имеются цистиды . . . . . 13.

— Цистид нет . . . . . 15.

13 (12). Гименофор пурпурно-фиолетовый; цистиды 15—33×5—7.5 μ; гниль коррозионная. На хвойных породах . . . . . 14.

— Гименофор белый, охряный или несколько буроватый; цистиды крупные, 35—70×5—8 μ; гниль деструктивная. На лиственных породах. . . . . 1. **I. lacteus** Fr.

14 (13). Гименофор состоит из мелких трубочек (поры 2—3 на 1 мм) с цельными или ирпексовидно разорванными стенками; споры 6.5—8×2.5—3 μ . . . . . 3. **I. abietinus** (Dicks. ex Fr.) Donk.

— Гименофор развивается радиальными, разорванными на зубцы пластинками; споры 6—6.5×2.5—3.25 μ . . . . . 4. **H. fusco-violaceus** (Ehrenb. ex Fr.) Donk.

15 (12). Ткань плодового тела в свежем состоянии мясистая, по высыхании хрупкая; гименофор в виде цельных, расширяющихся к вершине лопаточек, иногда пальцевидно надрезанных. На хвойных, очень редок . . . . . **I. pendulus** (Alb. Schw.) Fr.

— Ткань плодового тела мясисто-кожистой или кожистой консистенции. На лиственных или хвойных породах . . . . . 16.

16 (15). На разрезе через плодовое тело в ткани имеется бурая линия . . . . . **Daedalea unicolor** (Bull.) Fr.

— Бурой линии нет . . . . . 17.

17 (16). Плодовое тело тонкое, мясисто-кожистое, гифы тонкостенные, в ткани шипов и в гимениальном слое имеются гифы, заканчивающиеся на конце друзою кристаллов, кроме того, в гимении имеются гифы, заканчивающиеся шарообразными или грушевидными вздутиями около 5.5—8.5 μ в диаметре; споры эллипсоидальные или широко овальные . . . . . **Poria mucida** (Pers.) Fr.

f. **paradoxus** (Fr.) B. et G. ut «*I. paradoxus*».

f. **deformis** (Fr.) B. et G. ut «*I. deformis*».

f. **obliqua** (Schrad.) B. et G. ut «*I. obliquus*».

— Плодовое тело довольно толстое, кожистой консистенции; гифы сплошные или толстостенные, кристаллов и гиф со вздутиями нет; споры цилиндрические . . . . . 18.

18 (17). Шипы гименофора толстые, обычно притупленные у вершины; споры 5—7×2—2.5 μ. На лиственных породах . . . . . **Trametes cervina** (Schw.) Bres.

— Гименофор поровидный, переходящий в чешуевидные зубцы; споры 4.5—5.5×1—1.5 μ. На хвойных породах . . . . . **I. Galzinii** Bres.

Род **Irpex** Fr. pr. p.

Fr. El. Fung., p. 142 (1828); Syst. Mycol. (Suppl.), p. 143 (1830); Hym. Eur., p. 619 (1874).

Плодовое тело кожистой консистенции, обычно в виде сидячей шляпки, иногда оттянутой как бы в ножку, часто распростертое с ото-

гнутым краем или совсем распростертое. Гименофор белый, охряный или грязновато-охряный, состоящий из сплющенных, цельных или надрезанных зубцов или пластинок, иногда расположенных рядами, у основания обычно сетчато соединенных. Ткань белая или желтоватая, однослойная. Цистиды или проводящие гифы (латициферы) крупные, цилиндрические или несколько веретеновидные, нередко цистиды инкрустированы по всей поверхности или только на вершине. Споры бесцветные, цилиндрической или почти цилиндрической формы. Растут на древесине лиственных, редко хвойных пород.

Тип *I. lacteus* Fr. В вышеуказанных трудах Фриза первым видом приводится *I. pendulus* (Alb. Schw). Fr., но так как вид этот не соответствует нашему пониманию рода, за тип здесь принят *I. lacteus*.

1. **Irpex lacteus** Fr. El. Fung., p. 145 (1828); Hym. Eur., p. 621 (1874); Weinm. Hym., p. 374 (1836); Sacc. Syll. VI, p. 484 (1888); Smith Brit. Basid., p. 387 (1908); Bourd. et Galz. Hym. Fr., p. 573 (1928); Bresad. Icon. Myc. XXII, t. 1063 (1932); Donk in Med. Bot. Mus. Univ. Utrecht № 9, p. 201 (1933); Шерем. Опр. гр., стр. 73, рис. 15, F—G (1908); Ячев. Опр. I, стр. 587 (1913). — *Hydnum lacteum* Fr. Syst. Myc., p. 412 (1821). — *Irpiciporus lacteus* Murrill North Am. Fl., p. 15 (1907—1916). — *Trametes lactea* Pilát Atl. Champ., p. 322, tab. 215, 216, f. 137 (1936—1942). — *Irpiciporus* Tulipifere Murr. Bull. Torr. Bot. Cl. XXXII, p. 472 (1905).

Плодовое тело кожистой консистенции обычно распростерто-отогнутое, реже в виде половинчатых, иногда черепичато расположенных шляпок, 1—3×1—4×1—0.3 см, или совсем распростертое (рис. 1—3); поверхность белая, затем слегка желтеющая, опушенная, часто с концентрическими бороздками, к старости иногда почти оголяющаяся. Гименофор разнообразной формы, в начале развития более или менее поровидный, затем вскоре неравномерно удлиняющийся в цельные или в различной степени надрезанные плоские зубцы, чаще расположенные рядами, иногда имеющий форму шипов, соединенных у основания, в свежем состоянии белый, затем желтеющий до грязновато-охряного цвета (рис. 4). Ткань белая или кремового цвета. — Гифы тонкостенные с перегородками, без пряжек, реже со слабо утолщенными стенками, иногда толстостенные, 2—5 (6) μ в диаметре (по Бурдо и Гальзену — гифы обычно толстостенные, 2—4 μ в диаметре). Цистиды цилиндрические или несколько веретеновидные, или булавовидные, с различно утолщенной оболочкой, нередко с инкрустацией, 35—70×5—8 μ (по Донку — до 140 μ длиной). Базидии тонкостенные, 12—30×3—6 μ. Споры цилиндрические, бесцветные, к основанию оттянутые, 4—6.5×2—3 μ (рис. 5).

Встречается повсеместно. Растет на лиственных, редко на хвойных породах.

В СССР встречается часто и повсеместно, обычно на валежнике и засохших ветках, а также на пнях, главным образом лиственных пород; в Мордовском Государственном заповеднике был найден на пне ели. Вызывает довольно сильное разрушение древесины, гниль белая.

Примечание. Этот гриб принадлежит к числу самых обычных и широко распространенных в наших лесах и в то же время является наиболее варьирующим видом из рода *Irpex* как по общему габитусу, так и по структуре гименофора. Очень часто можно наблюдать самые разнообразные формы плодовых тел, начиная от хорошо развитых половинчатых шляпок до распростертых. У типичных экземпляров гименофор состоит из цельных или надрезанных, довольно широких и плоских зубцов, соединенных у основания, переходящих иногда в шипы. Нередки,

однако, случаи, когда гименофор всего плодового тела состоит из шипов без заметного соединения у основания, напоминая представителей из

Рис. 1. *Irpex lacteus* Fr. *1* — плодовое тело, состоящее из шляпок (натур. вел.); *2* — отдельная шляпка гриба (увел. 2). (Ориг.).

рода Hydnum. С другой стороны, следует иметь в виду, что молодые, недостаточно развитые экземпляры *I. lacteus* чаще всего в резупинатной форме могут иметь почти поровидную структуру гименофора, вследствие чего гриб делается очень похожим на представителей из рода *Polyctictus*

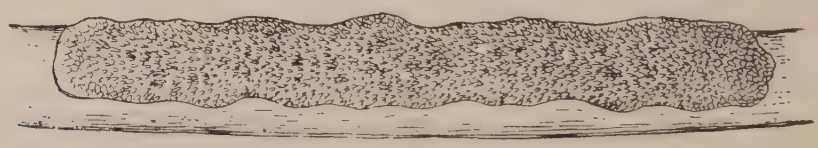


Рис. 2. *Irpex lacteus* Fr. Распростертая форма плодового тела. (Увел. $1^1/_2$, ориг.).

=*Coriolus*), которые, в свою очередь, при развитии на горизонтальной поверхности очень часто дают ирпексовидные формы.

Диагностически важным признаком этого вида является наличие крупных, хорошо заметных на микроскопических срезах цистид. Характерны также гифы этого гриба с перегородками и тонкими стенками, но без пряжек, что позволяет сразу же отличить этот гриб от ирпексо-

видной формы *Daedalea* (=*Coriolus*) *unicolor*, с которой его иногда смешивают.

В числе синонимов *I. lacteus* Мэрл (Murrill, 1907—1916) и Пилат (Pilát, 1936—1942) помещают вид Фриза под названием *I. Tulipiferae* Fr. Оригинальных образцов этого гриба мы не видели.

Var. **canescens** (Fr.) Bres. in Ann. Myc. I, p. 88 (1903) — *Irpex canescens* Fr. Hym. Eur., p. 621 (1874). — *Irpex Bresadolae* Schulz. in Hedw., p. 146 (1885).

Рис. 3. *Irpex lacteus* Fr. Распростерто-отогнутое плодовое тело. (Натур. вел.; ориг.).

Плодовое тело обычно в виде половинчатых, иногда с распростертым основанием шляпок, сильно опушенное с поверхности, нередко грязновато серое у основания. Выступы гименофора более или менее поперечно концентрически расположенные, прижатые, нередко скученные. — Гифы иногда несколько желатинозно видоизмененные, в остальном как у типа. Цистиды часто обильные. Споры почти цилиндрические, 5—7×3—3.5 μ (рис. 6).

В СССР: Ленинградская, Винницкая, Каменец-Подольская, Киевская и Куйбышевская (окр. Ставрополя) области, Кавказ (Пятигорск, Ессентуки, Хоста), на стволах и пнях липы, яблони, маслины,

Рис. 4. *Irpex lacteus* Fr. Часть плодового тела с поровидным гименофором, переходящим в ирпексовидную форму. (Увел. 4; ориг.).

Ailanthus glandulosa, *Robinia pseudacacia*, но чаще всего на стволах засохшей и живой вишни.

В Западной Европе — на лиственных породах (бук, дуб, тополь, осина, крушина и др.).

Примечание. При просмотре большого количества гербарного материала *I. lacteus* было найдено несколько образцов, которые заметно от него отличались общим видом, окраской, гименофором и спорами несколько большей величины. По макроскопическим и микроскопическим данным все отмеченные экземпляры вполне соответствовали описанию Брезадола (Bresadola, l. c.), составленного им для *I. lacteus* Fr. var. *canescens* Bres., где приводятся размеры спор, отвечающие

размерам наших образцов.[1] Кроме того, большое сходство наши образцы имеют с образцом Кмета (Kmet, Fungi Schemnitzienses, 1892), очевидно проверенного самим Брезадола. Полурезупинатные формы этого эксикката имеют циклическое расположение гименофора, на плодовых же телах, с явно выраженной половинчатой шляпкой, цикличность несколько стушевывается; к сожалению, здесь не удалось обнаружить спор, но гифы точно так же имели некоторую желатинозность.

F. **sinuosa** (Fr.) Nikol. — *I. lacteus* Fr. subsp. *sinuosus* (Fr.) Bourd et Galz. Hym. Fr., p. 573 (1928). — *I. lacteus* Fr. var. *sinuosus* Fr. ap. Pilát in Bull. Soc. Myc. Fr. LI, fasc. 3—4, fig. 1, p. 359 (1935). — *Trametes lactea* (Fr.) Pilát f. *sinuosa* (Fr.) Pilát Atl. Champ., p. 323 (1936—1942). — *Irpex sinuosus* Fr. Hym. Eur., p. 621 (1874); Weinm. Hym., p. 375 (1836); Sacc. Syll. VI, p. 484 (1888); Шерем. Опр. гр., стр. 73 (1908); Ячев. Опр. I, стр. 586 (1913).

Плодовое тело тонкое, кожистой консистенции, широко распростертое,

Рис. 5. *Irpex lacteus* Fr. Продольный микроскопический срез через шип (увел. около 500); направо споры (увел. около 2000). (По Бондарцеву).

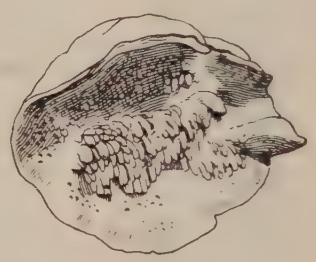


Рис. 6. *Irpex lacteus* Fr. var. *canescens* (Fr.) Bres. (Увел. 3; ориг.).

с узко отогнутым краем или в виде небольших капюшонообразных шляпок, белое, затем кремово-желтоватое или рыжеватое, без зон. Гименофор вначале извилистый, впоследствии образует зубчатые, шиловидные или надрезанные выросты, часто сдавленные, сросшиеся основаниями. — Гифы с несколько утолщенными стенками, 3—6 μ в диаметре. Цистиды веретеновидные, инкрустированные по всей поверхности или только у вершины, 45—100×6—12 μ. Базидии 16—24×4—5 μ. Споры гиалиновые, эллипсоидальные, слегка согнутые, 6—7×2.5—4 μ (рис. 7).

Гербарных образцов из СССР в БИН не имеется. По литературным же данным — этот гриб был найден в Ленинградской обл. на ветках

---

[1] Размеров спор в диагнозе этого вида гриба у Бурдо и Гальзена (Bourdot et Galzin, 1928, p. 573) не приведено, но, очевидно, они равны спорам *I. lacteus*, так как *I. canescens* считается ими только формой *I. lacteus*. Пилат (Pilát, 1936—1942, p. 322) считает *I. canescens* синонимом *I. lacteus*, размеры спор которого совпадают с размерами спор для *I. lacteus* у Бурдо и Гальзена. Очевидно, гриб, описанный Брезадола и нами, не является идентичным грибу под одноименным названием у Пилата, а также у Бурдо и Гальзена.

березы и ольхи, на Кавказе (Аджарская АССР) на сухих стволах *Albizzia Julibrissin* и других породах, а также в Сибири на стволах осины и черемухи.

В Западной Европе и Америке — на дубе, березе, ольхе, осине, тополе, можжевельнике, вишне, крушине, конском каштане и других породах.

Примечание. Выяснить с достаточной ясностью этот вид не удалось, хотя Бурдо и Гальзен отмечают, что этот гриб хорошо отличается от *I. lacteus* Fr. Единственный экземпляр *I. sinuosus* (Fungi Estonici Exs. Fasc. 1, 1931), имеющийся в нашем гербарии и определенный Литшауером (Litschauer), очевидно был собран не совсем дозревшим, так как при микроскопическом исследовании споры этого гриба были только на стеригмах и имели минимальные размеры (5—6×2.5 μ); сам же образец очень мал и не дает представления о макроскопических особенностях гриба.

F. **cyclomycetoidea** Bres. Fg. Kmet., n. 127; Pilát, Atl. Champ., p. 323 (1936—1942).

От основного вида отличается циклическим расположением гименофора, напоминая род *Cyclomyces*.

В СССР: Ленинградская обл., Кавказ, на валежных ветках лиственных пород. Редок.

По указанию Пилата, встречается в Западной Европе и Америке.

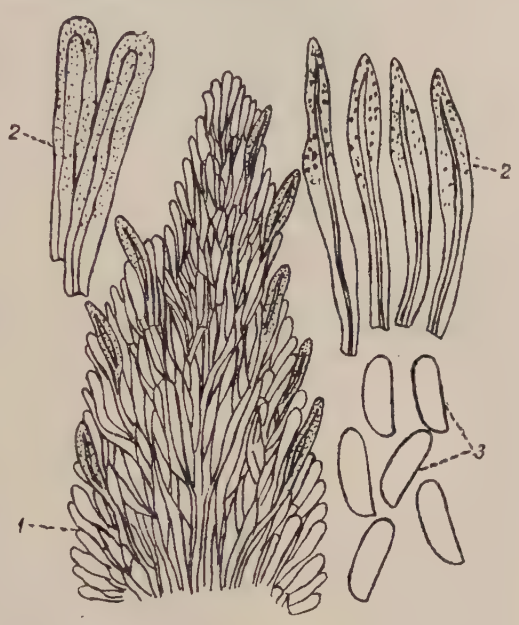


Рис. 7. *Irpex lacteus* Fr. f. *sinuosa* (Fr.) Nikol. Продольный микроскопический срез через шип. *1* — базидии; *2* — цистиды; *3* — споры. (Увел. около 2000; по Пилату).

2. **Irpex foliaceo-dentatus** Nikol. Бот. Мат. Отд. спор. раст. т. VI, вып. 1—6, стр. 85 (1949).

Шляпки очень тонкие, кожистой консистенции, 1—3×1—3.5×0.2—0.5 см, шпателевидные до веерoвидных, к основанию обычно сильно сужающиеся как бы в боковую ножку, густо черепичато расположенные; поверхность неровная, шероховатая, радиально морщинистая и волокнистая, у края неясно концентрически бороздчатая, беловатая, кремовая, со временем принимающая охряный оттенок; край тонкий, острый, волнистый, иногда мелко лопастной, снизу стерильный, при высыхании несколько роговидной консистенции с рыжеватым или буроватым оттенком. Гименофор в виде плоских, тонких, листовидных, конически сужающихся к вершине, цельных или надрезанных выростов, более или менее радиально расположенных, сначала белого цвета, затем охряного до грязновато-охряного. Ткань 1—2 мм толщиной, белая или несколько кремовая, с сильно выраженной радиальной волокнистостью (рис. 8). — Гифы бесцветные, тонкостенные или с утолщенными стенками, ветвящиеся, извилистые, с редкими пряжками; среди этих гиф проходят проводящие элементы (латициферы), имеющие вид сильно преломляющих свет гиф, притупленных у вершины и иногда с несколько вздутым

концом, выступающим над гимением, 2—6(7) μ в диаметре. Споры бесцветные, почти цилиндрические, оттянутые к основанию, 4.5—5×2—2.5 μ (рис. 9).

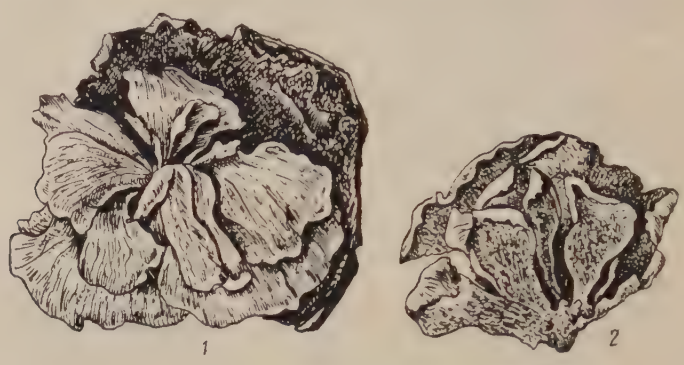


Рис. 8. *Irpex foliaceo-dentatus* Nikol. *1* — шляпка сверху; *2* — шляпка снизу. (Натур. вел.; ориг.).

Найден 24 VIII 1936 Л. Н. Васильевой на засохшем стволе бука в Кавказском Государственном заповеднике, на правом склоне реки Лабы, урочище «Умпырь».

Рис. 9. *Irpex foliaceo-dentatus* Nikol. Гимениальный слой. *а* — проводящие гифы; *б* — базидии; *в* — споры. (Увел. около 1000; ориг.).

Род **Hirschioporus** Donk. em. A. Bond. et R. Sing.

Ann. Myc. XXXIX, p. 63 (1941); Donk in Med. Bot. Mus. Univ. Utrecht, № 9, p. 168 (1933), pr. p.

Плодовое тело сидячее или полурасцростертое, иногда совсем распростертое; поверхность шляпки шерстистая с концентрическими бороздками. Гименофор не слоистый, с фиолетовым или лилово-пурпуровым оттенком, в старости пропадающим, реже желтоватый или буроватый, в последнем случае с серым налетом; форма гименофора трубчатая, затем иногда ирпексовидная, нередко с самого начала ирпексовидная или почти пластинчатая. Ткань тонкая, гибкая, очень часто двухслойная, и тогда слой, прилегающий к гименофору, кожисто-восковидный,

в сухом состоянии хрящевато упругий, наружный слой войлочный; если шляпка однослойная (*H. pergamenus*), то она волокнисто кожистая.— Гифы с редкими пряжками. Споры цилиндрические или эллипсоидальные, иногда слегка согнутые, бесцветные, до 8 μ длиною. Цистиды обильные, тонкостенные или с утолщенными стенками, от цилиндрической до веретеновидной формы, обычно с отложением кристаллов на вершине (см. стр. 197—198).

Тип: *H. abietinus* (Dicksex Fr.) Donk.

3. **Hirschioporus abietinus** (Dicks. ex Fr.) Donk in Med. Bot. Mus. Univ. Utrecht № 9, p. 168 (1933). — *Polyporus abietinus* (Dicks.) Fr. Syst. Myc. I, p. 370 (1821); Hym. Eur., p. 569 (1874); Weinm. Hym., p. 324 (1836); Gill. Champ. Fr., p. 680, pl. 463 (1878); Overh. in Ann. Miss. Bot. Gard. II, p. 687, pl. 23, f. 1—2 (1915); Shope ibid. XVIII, p. 328, pl. 18, f. 2—6 (1931); Ячев. Опр. I, стр. 634 (1913). — *Polystictus abietinus* Fr. Nov. Symb., p. 72 (1851); Sacc. Syll. VI, p. 265 (1888); Шерем. Опр. гр., стр. 114 (1908); Mig. Pilze III, T. 2, p. 227, t. 34B, f. 1—2 (1912); Neum. Pol. Wisc., p. 65, pl. IV, f. 22 (1914); Пороки древ. таб. 38 (1938). — *Coriolus abietinus* Quél. Fl. Myc., p. 391 (1888); Murr. N. Am. Fl. IX, p. 27 (1907) praeter sporam; Bourd. et Galz. Hym. Fr., p. 567 (1928); Pilát in Bull. Soc. Myc. Fr. XLVIII, p. 13, t. II, f. 1, p. 170, t. XVI, f. 1—3, XXI, f. 2—3 et XXII, f. 2 (1932); ibid. LII, p. 313, f. 17 (1936); Konr. et Maubl. Ic. sel. Fung., pl. 439, f. 1 (1924—1935). — *Hansenia abietina* Karst. Krit. Finl. Basidsv., p. 305 (1889). — *Trametes abietina* Pil. Atl. Champ., p. 273, tab. 190-a, b (1936—1942) pr. p. — *Polyporus dolosus* Pers. Myc. Eur. II, p. 77 (1825). — *Polyporus dentiporus* Pers. ibid., p. 104. — *Polystictus pusio* Sacc. et Cub. in Sacc. Syll. VI, p. 265 (1888).

Шляпки кожистые, очень тонкие, 0.5—1.5×1—3×0.1—0.2 см величиной, сидячие или распростерто отогнутые, редко одиночные, обычно черепичато расположенные, часто по длине срастающиеся, нередко раковиновидные или колпачкообразные, иногда прикрепленные спинкой; поверхность концентрически бороздчатая, войлочно-бархатистая или мохнатая, беловатая, затем сереющая, особенно по направлению к основанию, иногда грязновато-желтоватая, а иногда зеленоватая при наличии водорослей; край острый, от волнистого до лопастного, вначале нередко с лиловым оттенком, позднее одноцветный со шляпкой. Трубочки короткие, прямые или косые, тонкостенные, по высыхании хрупкие; поры 0.3—0.45 мм в диаметре, обычно 2—3 на 1 мм, округлоугловатые, позднее извилисто-лабиринтовидные и, наконец, разорванно-зубчатые, ирпексовидные, сначала белесоватые, затем лиловатые, бледно фиолетово-пурпуровые или желто-бурые до интенсивно темно-бурых; вообще у молодых и свежих экземпляров преобладает лиловый, а у сухих и более старых — светлобурый оттенок. Ткань двухслойная: нижний, переходящий в трубочки слой очень тонкий, до 1 мм толщиной, сначала гибкий, хрящевидно восковидной консистенции, позднее твердеющий, в сухом состоянии буроватый, верхний слой рыхлый, войлочный (рис. 10). — Гифы, составляющие войлочный слой шляпки, бесцветные, толстостенные, 2.5—5 μ толщиной, собираются к поверхности в рыхлые пряди, гифы ткани бесцветные или слабо окрашенные, параллельные, большей частью толстостенные, плотно прилегающие друг к другу, 2—4 μ толщиной, между ними встречаются более тонкие, перепутанные, сильно ветвящиеся гифы, иногда с пряжками. Цистиды по большей части веретеновидные или обратно яйцевидные, с более или менее толстыми

стенками, иногда обильные, иногда трудно заметные, гиалиновые, на верхушке гладкие или инкрустированные мелкими отдельными кристаллами щавелевокислой извести или целыми шапочками; цистиды расположены или на одном уровне с гимением, или они возвышаются над ним до 15 μ, 14—35×5—8 (9) μ величиной (размеры цистид по Бурдо и Гальзену 15—21—45×5—10 μ, а спор 6—9×4—3 μ). Базидии 15—20×4—6 μ, с 2—4 стеригмами длиной 3—4.5 μ. Споры бесцветные, почти цилиндрические, удлиненно-эллипсоидальные, приплюснутые с одной стороны или слабо вогнутые, 6.5—8×2.5—3 μ (рис. 13, *1*, *6*).

В СССР является одним из обычных, повсюду распространенных грибов в хвойных, достаточно влажных лесах; вызывает бурую заболонную гниль с белыми целлюлозными пятнами, постепенно переходящими в ячейки.

Рис. 10. *Hirschioporus abietinus* (Dicks. ex Fr.) Donk. *1* — шляпки гриба сверху (натур. вел.); *2* — участок гименофора (увел. 10). (Ориг.).

В Западной Европе, Азии и Северной Америке встречается в течение всего вегетационного периода на пнях, дровах, валежных стволах и ветвях хвойных.

Примечание. Чаще всего плодовые тела *H. abietinus* развиваются в полурезупинатной или совсем резупинатной форме. Сначала они растут небольшими, более или менее округлыми или различных очертаний плодоношениями, которые впоследствии, разрастаясь, сливаются друг с другом, образуя тонкие, растрескивающиеся коростины, покрывающие до 1—2 м ветви и стволы хвойных пород.

Иногда этот гриб бывает очень сходен с *H. pergamenus*, а ирпексовидные формы его особенно трудно отличимы от *H. fusco-violaceus*, который также развивается только на хвойных породах, а кроме того, гименофор его в свою очередь может приобретать ирпексовидный характер. В иностранной литературе есть указания, что *H. abietinus* изредка встречается и на лиственных породах. Так, например, Р. Зингер отмечает *H. abietinus* на Кавказе (1929), собранный им на буке, грабе, клене и дубе.

Пилат выделяет разновидность этого вида var. *Irpex tabacinus* (Berk) Pil., обнаруженную на коре и древесине лиственных пород: в восточной Азии (Амур) на дубе и в Северной Америке на клене. По указанию автора, разновидность эта очень напоминает *H. fusco-violaceus*, но шипы его толще и длиннее и гуще расположены, чаще бурого цвета с мясо-красным оттенком (brun-carné) или цвета табака. Плодовое тело большею частью резупинатное, сверху отгибающееся в маленькие шапочки. Микроскопически от типа не отличается. В гербарии Ленинградского ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР хранится

большое количество образцов *H. abietinus*, но все они собраны только на хвойных породах.

Описанный Карстеном гриб *Poria caesio-alba* Harst. является только резупинатной формой *H. abietinus*, хорошая фотография которой имеется у Пилата (Pilát, 1936—1942). Эта форма гриба характеризуется распростертым, белым, очень тонким, округлым, отделяющимся от субстрата плодовым телом, с мелким войлочным краем, порами очень короткими, округлыми, угловатыми, позднее разорванными, с едва заметным лиловатым оттенком, со временем бледнеющим. Встречается на обработанной древесине.

В гербарии БИН АН СССР имеется один образец этого гриба, собранный на Урале.

Заражение древесины грибом происходит, как обычно, через различного рода поранения. Очень часто мицелий *H. abietinus*, развиваясь между корой и древесиной в виде белых шнуров, вызывает гибель камбия, вследствие чего кора в таких пораженных местах после разрушения камбия отстает и отмирает. Наиболее активный рост гриба происходит вверх по стволу. Вглубь же ствола гниль заходит не более как на 3—5 см. Так как гриб вызывает загнивание заболонной древесины, то, несмотря на гибель дерева, оно может еще несколько лет сохраняться на корню (Neumann, 1914).

4. **Hirschioporus fusco-violaceus** (Ehrenb. ex Fr.) Donk in Med. Bot. Mus. Univ. Utrecht № 9, p. 169 (1933); A. Bond. et R. Sing. in Ann. Myc. XXXIX, p. 63 (1941). — *Hydnum fusco-violaceum* (Ehrenb.) Fr. Syst. Myc. I, p. 421 (1821). — *Irpex fusco-violaceus* Fr. Hym. Eur., p. 620 (1874); Weinm. Hym., p. 373 (1836); Sacc. Syll. VI, p. 483 (1888); Smith, Brit. Basid., p. 387 (1908) Bourd. et Galz. Hym. Fr., p. 572 (1926); Шерем. Опр. гр., стр. 73 (1908); Ячев. Опр. I, стр. 587 (1913). — *Trametes abietina* (Dicks.) Pilat var. *fusco-violacea* (Ehr.) Pilát Atl. Champ., p. 275, tab. 188-a, b, 189b (1936—1942). — *Sistotrema violaceum* Pers. Myc. Eur. II, p. 203 (1825). — *Irpex violaceus* (Pers.) Quél. Fl. Myc., p. 376 (1888).

Шляпки кожистой консистенции, 1—3.5×1.5—4.5×0.1—0.4 см, обычно сидячие, половинчатые, раковинообразные, иногда несколько сужающиеся к основанию, черепичато расположенные, реже распростерто-отогнутые или резупинатные, часто сливающиеся друг с другом; поверхность войлочно мохнатая или атласисто-волокнистая, иногда неясно концентрически бороздчатая, серебристая или желтоватая, с возрастом грязно-серая, затем почти голая. Гименофор пурпурово-фиолетовый до темнобурого с серым налетом, радиально пластинчатый, в различной степени надрезанный, несколько дальше от края и особенно у основания шляпки в виде неправильных плоских выемчатых, довольно широких лопаточек до 2.5 мм высотой, расстояние пластинок друг от друга по краю шляпки 0.5—0.8 мм. Ткань тонкая, 0.5—2 мм толщиной, двухслойная, верхний войлочный слой у самой поверхности состоит из гиф, соединяющихся в пучки, образующие опушение шляпки, нижний — кожистый, затем несколько хрящеватой консистенции, составляет однородную ткань с гименофором (рис. 11). — Гифы толстостенные или тонкостенные, 2—6 μ в диаметре, среди них изредка встречаются узкие гифы с очень тонкими стенками, снабженные перегородками и мелкими пряжками, гифы опушения толстостенные или сплошные, сильно преломляют свет. Цистиды от цилиндрической до веретеновидной формы, тонкостенные или с несколько утолщенными стенками, нередко на вершине с голов-

чатой инкрустацией, 15—33×5—7.5 μ. Споры бесцветные, цилиндрические, плоские с одной стороны или немного вогнутые, слабо оттянутые к основанию, 6—6.5×2.5—3.25 μ. (рис. 13, *5*).

В СССР довольно обычен и встречается повсеместно не только в лесах, но и на складах, а также на обработанной древесине хвойных пород; вызывает коррозионную гниль.

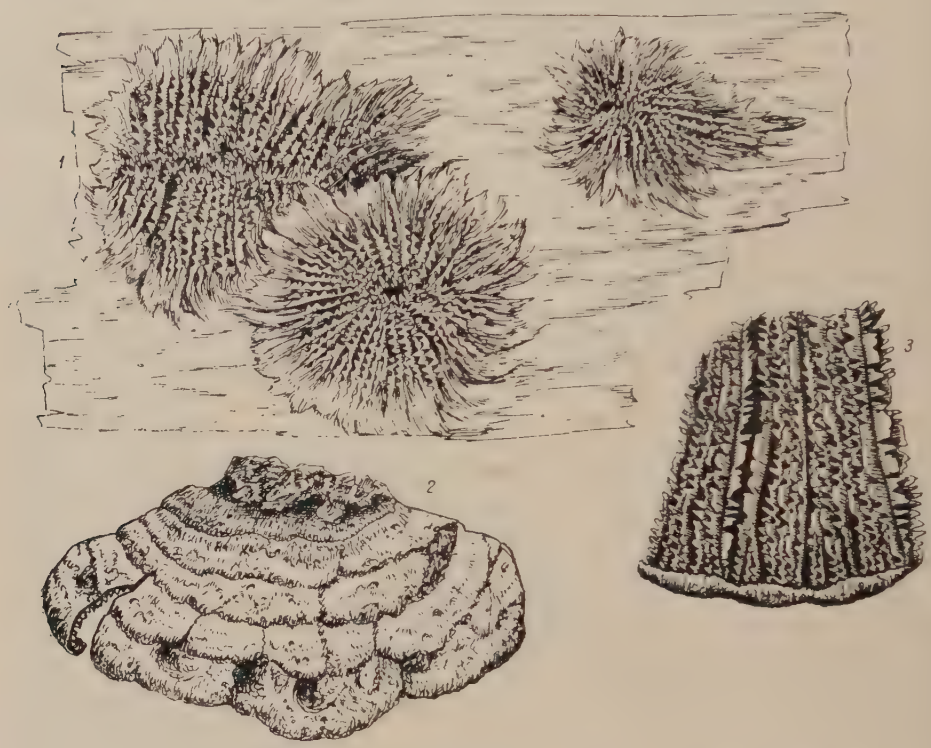


Рис. 11 *Hirschioporus fusco-violaceus* (Ehrenb. ex Fr.) Donk. *1* — распростертые плодовые тела (увел. 2); *2* — шляпка сверху (увел. 2); *3* — участок гименофора (увел. 5). (Ориг.).

В Западной Европе и Северной Америке — на коре и древесине хвойных.

Примечание. По приведенным в диагнозе морфологическим признакам гриб легко распознается. Затруднение в данном случае могут иногда представлять резупинатные формы гриба с плохо развитым гименофором, напоминающим ирпексовидные формы близкого вида *H. abietinus*, который, как известно, растет также на хвойных породах, вызывая идентичную гниль древесины. Чтобы не смешивать эти виды, нужно иметь в виду, что гименофор у *H. fusco-violaceus* развивается почти всегда в радиальных рядах, представляя как бы прерванные пластинки, что можно наблюдать даже на плохо развитых экземплярах; кроме того, сами пластинки грубее и выше, чем ирпексовидно разорванные стенки у *H. abietinus*, у которого к тому же связь между зубцами часто сохраняется от оставшихся неразорванных оснований трубочек, указывающих на начальную поровидную структуру гименофора. Из микропризна-

ков нужно отметить форму и размеры спор, которые различны у обоих видов.

С точки зрения систематики, относительно этих двух грибов существуют различного рода суждения. Еще в 1888 г. Моро (Morot, 1888) описал свои наблюдения над развитием этого гриба в природе. На одном и том же субстрате ему удалось видеть все переходные формы, связывающие между собой *H. abietinus* и *H. fusco-violaceus*. На основании этих наблюдений Моро пришел к выводу, что оба гриба представляют один и тот же сильно варьирующий вид. Оверхольц (Overholts, Comparative Studies in the Polyporaceae. Ann. Miss. Bot. Gard., 1915, p. 686) считает вероятным, что *H. fusco-violaceus* является формой *H. abietinus*, но, как отмечает автор, образцов этого вида с хорошо выраженным пластинчатым гименофором ему наблюдать не приходилось. Пилат (Pilát, 1936—1942) в своей последней работе относит *H. fusco-violaceus* к разновидности *Trametes abietinus* (Diks.) Pil. = *H. abietinus*; и, наконец, совсем другого мнения придерживаются русские микологи А. С. Бондарцев (1912), А. А. Ячевский (1913) и другие, а также некоторые зарубежные микологи, как Брезадола (Bresadola, 1932), Бурдо и Гальзен (Bourdot et Galzin, 1928), Шоуп (Shope, 1931), Донк (Donk, 1933), согласно которым оба вида сохраняют свою самостоятельность (см. примечание к *H. laricinus*).

f. **crassa** (var. *crassa* Muraschkinsky in schedula).

Плодовое тело распростертое, плотно приросшее к субстрату, 7 мм толщиной. Гименофор дедалеевидный, коричнево-бурый, с седым налетом, 1—1.5 мм высотой. Ткань до 0.6 мм толщиной, почти белая или грязновато-кремовая, хорошо отличающаяся от гименофора. Споры не найдены, в остальном микроскопически от вида не отличается.

В СССР: Новосибирская обл., р-н Нарыма, по реке Чая (левый приток реки Оби). Соб. Кравцев. Мурашкинский этикетировал этот образец как новую разновидность.

Вид *Sistotrema Hollii* Schmidt, отнесенный Бурдо и Гальзеном (Hym. Fr., p. 573, 1928) к разновидности *Irpex violaceus* (Pers.) Quél. =*Hirschioporus fusco-violaceus*, а Пилатом (Pilát, 1936—1942, p. 376) к разновидности *Trametes abietina* (Dicks.) Pilát=*H. abietinus*, ранее называвшейся им *Irpex spathulatus* Fr. var. *dendroidea* Pilát (Ann. Myc. XXIII, p. 303, 1925), мы считаем только за уродливую форму *Hirschioporus fusco-violaceus*, развившуюся в ненормальных условиях, например, при росте на горизонтальной поверхности субстрата. Вероятно, точно такой же эксиккат, на который ссылается Пилат при описании указанной им выше новой разновидности (Arnstadt in Thuringien, I, 1825), мы имели в своем распоряжении.

5. **Hirschioporus laricinus** (Karst.) Nikol. comb. nov. — *Lenzites laricina* Karst. Soc. pro Fauna et Fl. Fenn. Acta XXVII, p. 4 (1905); Burt in Ann. Miss. Bot. Gard. XVIII, p. 470 (1931). — *Coriolus abietinus* (Dicks.) Quél. f. *lenzitoideae* Murashk. apud Pilát in Soc. Myc. Fr. XLVIII, p. 14 (1932). — *C. abietinus* (Dicks.) Quél. var. *lenzitoideae* (Murashk.) Pilát. in Bull. Soc. Myc. Fr. LI, p. 367, tab. VII, fig. 4 (1936). — *Trametes abietina* (Dicks.) Pilát f. *Abietis* (Lloyd) Ovrh. sensu Pilát in Atl. Champ., p. 276 (1936—1942). — *Lenzites Abietis* Lloyd? Myc. Not. № 62, p. 909, f. 1607 (1920).

Шляпки кожистой консистенции, 1.5—5×1.5—5.5×0.3—0.7 см, сидячие, половинчатые или раковинообразные, сужающиеся к основанию, нередко срастающиеся боками, образуя сложные шляпки, простирающиеся вдоль субстрата до 8 см длиной; поверхность отчетливо концентри-

чески бороздчатая, коротко войлочная или слегка опушенная, иногда почти шелковистая, серая, у основания шероховатая и чернеющая, по краю чаще охряная. Гименофор в виде хорошо развитых, радиально расположенных, бурых с серым налетом пластинок, 2—4 мм высотой, почти цельных или со слабо зазубренными краями, реже в различной степени надрезанных, у края шляпки пластинки с анастомозами, располагающиеся на 0.25—0.5 мм друг от друга. Ткань двухслойная, состоящая из верхнего, слабо развитого войлочного слоя (примерно около 0.2—0.5 мм толщины) и нижележащего буроватого, кожистого или несколько хрящеватого слоя толщиной 1—2 мм, переходящего в ткань пластинок (рис. 12). — Гифы войлочной части шляпки сильно преломляющие свет, сплошные или толстостенные, 2.5—6 μ в диаметре, у самой поверхности шляпки соединенные в пучки; гифы нижележащей ткани в массе слегка буроватые, тонкостенные или с несколько утолщенными стенками, реже толстостенные, 2—4.5 (6) μ в диаметре, соединенные более или менее параллельно; между ними встречаются узкие гифы с очень тонкими стенками, у которых имеются перегородки и очень мелкие пряжки. Цистиды от цилиндрической до веретеновидной формы, тонкостенные или с сильно утолщенными стенками и тогда несколько окрашенные, на вершине с головчатой инструстацией, 10—31×3.5—7 μ. Споры цилиндрические, согнутые, оттянутые к основанию, 5.5—7.5×2—2.5—(3) μ (рис. 13, *1*, *3*).

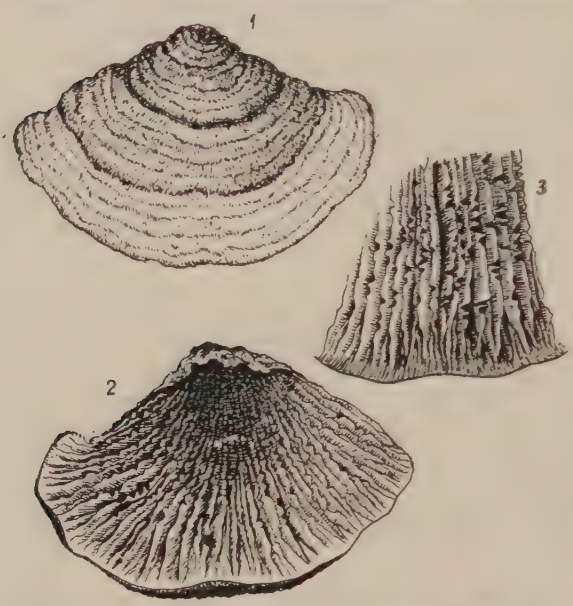


Рис. 12. *Hirschioporus laricinus* (Karst.) Nikol. *1* — шляпка сверху (натур. вел.); *2* — шляпка снизу (натур. вел.); *3*—участок гименофора (увел. 1½). (Ориг.).

В СССР: в Сибири и на Дальнем Востоке на хвойных породах (пихта, сосна, лиственница, кедр), преимущественно на лиственнице. В Европейской части Советского Союза пока не был найден. Вызывает коррозионную гниль.

Впервые этот гриб был описан Карстеном, обнаружившим его в Финляндии. О нахождении этого вида в Америке (на пихте) имеется указание Пилата.

Примечание. Хорошо развитые, почти цельные пластинки гименофора у *H. laricinus* делают его сходным с видами из р. *Lenzites*, куда и отнес этот гриб Карстен. Однако это только внешнее сходство не оправдывается при более детальном исследовании гриба. Совокупность признаков как макроскопических, так и микроскопических не вызывает никакого сомнения в близости его с двумя другими видами из рода *Hirschioporus*: *H. abietinus* и *H. fusco-violaceus*, причем последний занимает промежуточное положение между *H. abietinus* и *H. laricinus*, составляя вместе группу, тесно связанную общими признаками родства. Учитывая к тому же еще сходство микроскопических признаков у этих грибов,

возможно, следовало бы *H. fusco-violaceus* и *H. laricinus* рассматривать как разновидности *H. abietinus*, возникшие в результате расщепления стенок поровидного гименофора. Не имея, однако, еще достаточных фактических данных в отношении этих грибов, а также принимая во внимание наличие индивидуальных особенностей, мы пока сохранили их как самостоятельные видовые единицы.

Так как *H. laricinus* имеет пластинчатый гименофор, иногда в большей или меньшей степени надрезанный и, следовательно, сходный с гименофором *H. fusco-violaceus*, эти два гриба могут быть легче всего смешиваемы. Отличить *H. laricinus* прежде всего можно по общему габитусу. Сами шляпки гриба толще, с хорошо развитыми, обычно почти цельными пластинками. Наружный войлочный слой развит слабее, чем у *H. fusco-violaceus*, причем гифы опушения, прилегая к поверхности шляпки, к тому же отличающейся частой зональностью, делают ее почти шелковистой. Микроскопически гриб отличается главным образом размерами спор. Интересно здесь отметить также и биологическую особенность гриба — его некоторую приуроченность к определенному субстрату. Как удалось выяснить по материалу, хранящемуся в нашем гербарии, а также по литературным данным, *H. laricinus* обычно встречался на коре или древесине лиственницы и лишь изредка на некоторых хвойных; совсем нет сведений о нахождении этого гриба на ели. География *H. laricinus* также отличает его от повсеместно распространенного *H. fusco-violaceus*. До сих пор *H. laricinus* был обнаружен в Сибири и на Дальнем Востоке. О нахождении же его в Западной Европе имеется только единичное указание Карстена, нашедшего, как уже говорилось выше, этот гриб в Финляндии.

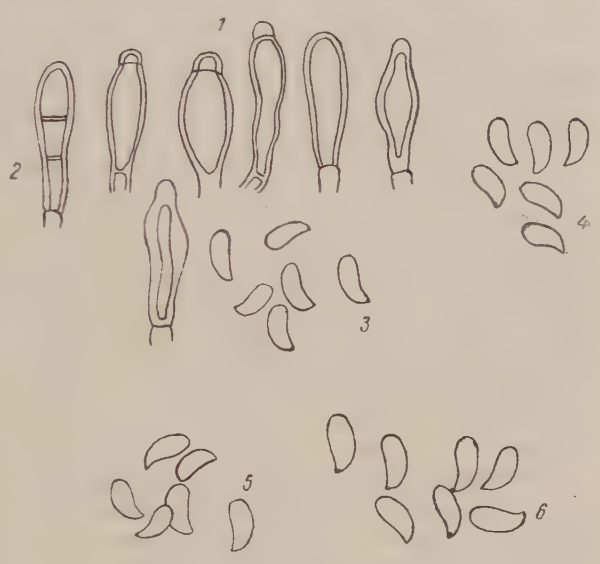


Рис. 13. Цистиды и споры у видов из рода *Hirschioporus* Donk. *1* — цистиды; *2* — цистида, типичная для *H. pergamenus* (Fr.) Bond. et Sing.; *3* — споры *H. laricinus* (Karst.) Nikol.; *4* — споры *H. pergamenus* (Fr.) Bond. et Sing.; *5* — споры *H. fusco-violaceus* (Ehrenb. ex Fr.) Donk; *6* — споры *H. abietinus* (Dicks. ex Fr.) Donk. (увел. около 1000). (Ориг.).

6. **Hirschioporus pergamenus** (Fr.) A. Bond. et R. Sing. in Ann. Myc. XXXIX, p. 63 (1941). — *Polyporus pergamenus* Fr. Epicr., p. 480 (1838); Overh. in Ann. Miss. Bot. Gard. II, p. 687, pl. 23, f. 9 (1915); Shope ibid. XVIII, p. 329, t. 16, f. 4 (1931); Ячев. Опр. I, стр. 632 (1913). — *Polystictus pergamenus* Fr. Nov. Symb., p. 69 (1851); Sacc. Syll. VI p. 242 (1888); Neum. Pol. Wisc., p. 68 (1914). — *Coriolus pergamenus* Pat. Ess. tax,. p. 94 (1900); Bourd. et Galz. Hym. Fr., p. 567 (1928). — *Polyporus biformis* Fr. apud Klotzsch. Linnaea Vill., p. 486 (1833); Fr. Epicr.,

p. 475 (1836). — *Polystictus biformis* Sacc. Syll. VI, p. 240 (1888). — *Coriolus biformis* Konr. et Maubl. Icon. sel. Fung., pl. 439, f. 2 (1924—1935). — *Trametes biformis* Pilát. Atl. Champ., p. 277 (1936—1942). — *Polyporus prolificans* Fr. Epicr., p. 443 (1838). — *Coriolus prolificans* Murr. in N. Am. Fl. IX, p. 27 (1907). — *Polyporus laceratus* Berk. in Ann. and Alagaz. Nat. Hist. III, p. 392 (1839). — *Polyporus pseudopergamenus* Thüm. Myc. Univ., № 1102 (1878); Ячев., l. c. — *Polystictus flabellum* (Mont.) Sacc. Syll. VI, p. 233 (1888). — *Polystictus dispar* (Kalchbr.) Sacc. Syll. VI, p. 262 (1888). — *Polystictus subflavus* (Mont.) Sacc. VI, p. 241 (1888). — *Polyporus simulans* Blonski in Hedw. XXVIII, p. 280 (1889) non. Berk. et Curt. — *Polystictus simulans* Sacc. Syll. IX, p. 185 (1891); Бонд. Брянск. гр., стр. 31, таб. IV, фиг. 11—12 (1912).

Шляпки кожистые, упругие, 1—4×1.5—6×0.1—0.4 см величиной, сидячие или распростерто-отогнутые, половинчатые до веерообразных или клиновидных, черепичато расположенных или срастающихся краями по длине, иногда розетковидные (особенно на торцах); поверхность слегка войлочная или атласная и несколько блестящая, современем становящаяся почти голой, в свежем состоянии лиловатая, затем бледнеющая, с бледнодревесинным оттенком или желтоватая, с немногими узкими беловатыми, кремовыми, серовато-желтыми или цвета лесного ореха концентрическими зонами; край острый, тонкий, цельный или лопастной, обычно бесплодный, дольше остающийся лиловым, чем остальная часть шляпки. Ткань очень тонкая, волокнисто-кожистая, белая или слегка окрашенная. Трубочки одного цвета с тканью или немного темнее; сначала очень короткие, позднее лопастьевидно удлиненные до 3 мм; поры сначала округлые или продолговатые, затем неправильные и извилистые, 0.2—0.3 мм величиной, в среднем 3—4 на 1 мм, лилово-фиолетовые, позднее бледнеющие (бледнодревесинно-лиловые) и принимающие под конец светлобуровато-соломенно-желтую и даже бурую окраску с зубчатыми и разорванными на отдельные пластинки (ирпексообразными) краями. — Гифы опушения шляпки желтоватые, 2.5—5.5 μ толщиной, толстостенные, свободные или склеенные в виде жгутиков; ткань состоит из толстостенных до сплошных, реже тонкостенных, параллельно расположенных, слабо окрашенных или бесцветных гиф, с редкими пряжками и перегородками, 2.5—5 μ толщиною; гифы трубочек такие же, только более тонкие, более плотно сплетенные и чаще тонкостенные. Базидии плотно сомкнутые, 12—17×4.5—5.5 μ. Цистиды менее постоянные, чем у *H. abietinus*, почти веретеновидные, тонкостенные или толстостенные, иногда инкрустированные на вершине, не выступающие или едва выступающие за пределы гимениального слоя и поэтому трудно заметные, бесцветные или слегка окрашенные, изредка с поперечными перегородками, 16—27×4—5 μ. Споры бесцветные, почти цилиндрические, слегка согнутые, 5.5—6.5×2—2.5 μ (рис. 13, *1*, *2*, *4*).

Встречается повсеместно. Растет в течение всего вегетационного периода на отмерших или часто на обожженных стволах, преимущественно лиственных пород.

В СССР встречается повсюду в густых лесах на пнях и сухих стволах, особенно березы, бука, граба, дуба, осины и ольхи, на хвойных, повидимому, как исключение; гниль коррозионная белая или почти белая, заболонная, медленно распространяющаяся.

Примечание. *H. pergamenus* широко распространен не только по всей территории Советского Союза, но также в Западной Европе, в Северной Америке (Соединенных Штатах и Канаде). В нашей центральной и северной лесной полосе плодоношения этого гриба особенно

часто встречаются на стволах и пнях березы, при этом шляпки его, вырастая друг над другом, покрывают обычно большие участки субстрата.

Строением и цветом пор *H. pergamenus* иногда очень напоминает *H. abietinus*, который встречается всегда на хвойных породах и имеет, по сравнению с *H. pergamenus*, маленькие сероватые шляпки с более резко выраженными бороздками, а у основания шляпок на их поверхности, по наблюдениям А. С. Бондарцева, нет неровностей в виде бугорков, каковые можно обнаружить у *H. pergamenus*. Оба гриба довольно хорошо различаются и по строению ткани сухих шляпок, которая у *H. pergamenus* однослойная, волокнисто-кожистая, тогда как у *H. abietinus* на разрезах ясно двухслойная (войлочный и хрящевидно-восковидный слой, имеющий на сухих экземплярах вид буроватой линии). Структура ткани у *H. pergamenus* при микроскопическом ее исследовании также отличается. Главную массу ткани составляют здесь более или менее параллельно расположенные, с отчетливо выраженной контурностью, сплошные или толстостенные гифы; между ними в различных направлениях проходят ветвящиеся гифы узкого диаметра, благодаря которым сплетение всей ткани приобретает особый характер. У *H. abietinus* все гифы идут более или менее параллельно, контуры их выражены слабо, причем обычно они настолько плотно прилегают друг к другу, что теряют свое очертание и вся ткань делается бесструктурной. Как диагностический признак у *H. pergamenus* можно отметить еще, кроме того, особые перегородчатые цистиды, совсем не встречающиеся у *H. abietinus*. Размеры спор в данном случае также имеют значение, но трудность их обнаружения создает большие препятствия для микроскопического исследования.

ВИДЫ НЕВЫЯСНЕННЫЕ И СОМНИТЕЛЬНЫЕ

Irpex Woronowii Bres. Воронов, Микофл. Кавк. I, стр. 111 (1915); Bres. Sel. Myc., p. 42 in Ann. Myc. (1920); Bourd. et Galz. Hym. Fr., p. 693 (1928).

Плодовое тело широко распростертое, достигающее 4—6 см шириной; подстилка кожистой консистенции, рыжевато-оранжевая, тонкая, не более 2 мм толщиной. Гименофор частью пористый, частью зубчатый, рыжеватый; поры 2—3 мм в диаметре; зубцы листовидные, различно надрезанные, у основания оранжевые и белые у вершины, длиною 5—10 мм. — Гифы подстилки яркожелтого цвета, с перегородками, тонкие, 3—9 μ в диаметре, в ткани зубцов 4—6 μ толщиной. Базидии булавовидные, 21—24×5—7 μ. Споры бесцветные, продолговатые, 7—9×3—4 μ.

Найден на стволе бука на Кавказе в Абхазии.

Примечание. Очень небольшой кусочек от оригинального образца этого вида, полученного из гербария Тбилисского ботанического сада (Fung. Caucas. № 260), имеется в наших коллекциях. Действительно, как указывает Брезадола, при первом взгляде гриб напоминает *Lenzites sepiaria* (Wulf) Fr. или *Trametes odorata* (Wulf) Fr. Исследуя наш образец, все же можно было видеть более мягкую ткань, чем это указывается в диагнозе, скорее напоминающую ткань какого-либо мясистого, с бурой окраской полипоруса. Это подтверждается также и характером гиф гриба, которые совсем не похожи ни на гифы *L. sepiaria*, ни на гифы *T. odorata*.

Воронов (1915) при описании этого вида приводит длину плодовых тел, достигающих 2—3 м. Повидимому, это опечатка.

Irpex spathulatus (Schrad.) Fr. Elench. Fung., p. 246 (1828), Hym. Eur., p. 622 (1874).

В иностранной литературе довольно часто встречается это название, причем описания внешних морфологических признаков этого гриба более или менее сходны у различных авторов, но микроскопические данные, особенно размеры спор, сильно отличаются (см. ниже).

В обработке резупинатных видов рода *Irpex* Пилат (Pilát, Ann. Myc. XXIII, 1925, p. 302) дает следующий диагноз этого вида: «широко распростертый, до 10 см величиной, а иногда и больше, сначала более или менее округлый, затем сливающийся и неправильно ограниченный, тонкокожистый, почти пергаментовидный, сначала белый, позднее нечисто белый, сухой — желтоватый, по краю сначала волокнистый, белый, позднее ровный и голый, с возрастом иногда отстающий. Зубцы лопаточковидные, плоские, до 3—6 мм длиной, 0.5—2 мм шириной; в молодом состоянии зубцы имеют острый конец, с возрастом делающийся выемчатым и более широким по сравнению с основанием, причем основания зубцов никогда не образуют поровидного или дедалеевидного соединения, а только неясно жилковидное. — Гифы толстостенные, несколько ветвящиеся, более или менее параллельно расположенные, гиалиновые, сильно преломляющие свет, 3—4 μ в диаметре. Базидии булавовидные, гиалиновые, 5—6×11—15 μ, с четырьмя прямыми до 1.5 μ длиной стеригмами. Споры гиалиновые, гладкие, эллиптические, 4—5.2× ×1.5—2 μ».

На коре и древесине хвойных пород.

Позднее, однако, Пилат (Pilát, 1936—1942) относит этот вид к разновидности *Trametes abietina* (Dicks.) Pilát=*Hirschioporus abietinus* (Dicks.) Donk, куда он в качестве разновидности относит и *Xylodon candidum* (Ehr.) Bourd. et Galz.=*Irpex candidus* (Ehr.) Weinm.

Иное представление о том же виде мы имеем у Брезадола (Bresadola, Ann. Myc. I, 1903, p. 89), который относит его к роду *Radulum*. Такого же мнения, судя по образцу из микологического гербария Айовского университета, придерживается и Миллер (Miller). Бурдо и Гальзен, повидимому, не видали *I. spathulatus*. Приведенное ими описание (Bourdot et Galzin, 1928, p. 693) соответствует описанию этого вида у Брезадола и заключается в следующем: «Плодовое тело распростертое, перепончатое, почти восковидное, белое, зубцы лопаточковидные, одинаковые, цельные, неясно сетчато-сросшиеся, часто бугорчато цилиндрические. — Гифы 2—3 μ в диаметре. Споры почти округлые, 3.5—4.5× ×3.5—4 μ с одной каплей».

В нашем гербарии имеется только один вышеупомянутый эксиккат от Миллера, полностью отвечающий этому диагнозу. Микроскопически гриб очень напоминает *Grandinia farinaceae* (Pers. ex Fr.) Bourd. et Galz., но отличается бо́льшими размерами спор и их гладкой оболочкой.

Irpex candidus (Ehr.) Weinm. Hym., p. 376 (1836).

Что представляет собой оригинальный образец этого гриба, для нас осталось неясным. Диагноз его, приведенный Вейнманом, очень краток и не дает действительного представления о виде. Наиболее полное описание его, сделанное по экземпляру, хранящемуся в Праге (leg. Weinzettel prope Wittingau), имеется в работе Пилата (Pilát, in Ann. Myc. XIII, 1925, p. 303), считавшего тогда его хорошим видом и описавшего его следующим образом: «Плодовое тело 1—3 см в поперечнике, в свежем состоянии чисто белое или кое-где желтоватое, распростертое, прижатое, тонкое, паутинисто-войлочное, волокнистое, по краю плес-

невидное, неясно отграниченное, легко по краю отстающее и приобретающее блюдцевидную форму. Зубцы чисто белые, сухие, несколько желтоватые и неровные, почти кеглевидные, лопаточковидные, часто гребенчато утонченные, иногда к концу пальцевидно надрезанные, тонкие, 3—8 мм длиной; ткань чисто белая, кожисто-волокнистая. Гифы гиалиновые, 3 μ толщиной. Базидии бесцветные, тонкостенные, 4 μ шириной. Споры удлиненно-эллипсоидальные, книзу несколько заостренные, тонкостенные, гладкие, 3.5—4×1.5—1.8 μ».

Бурдо и Гальзен (Bourdot et Galzin, 1928, p. 573) *I. candidus* рассматривали как форму *Hirschioporus fusco-violaceus*. Диагноз этой формы следующий: «Приросший или отделяющийся, белый; край плесневидный. Зубцы распределены последовательными рядами, сжатые, неровные, светло окрашенные. Микроскопически имеет характер основного вида. Растет на ошкуренной древесине сосны».

Позднее к этому же мнению присоединился и Пилат (Pilát, 1936—1942, p. 276), несколько видоизменив его в том отношении, что *I. candidus* был им возведен в ранг разновидности *Hirschioporus abietinus* Dicks. ex Fr.) Donk.

Irpex umbrinus Weinm. Hym., p. 378 (1836).

«Шляпка почти распростерто-отогнутая, перепончатая, несколько опушенная, без зон, грязно темнобурая. Зубцы пластинчатые, серые, с надрезанными вершинами».

Более полных сведений об этом виде не имеется, а оригинальный образец не сохранился. В литературе как русской, так и иностранной этот вид относится к числу сомнительных. По предположению некоторых микологов, *I. umbrinus* вероятнее всего представляет форму *Lenzites sepiaria* (Wulf) Fr. или *L. abietinus* (Bull.) Fr.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. Грибы, собранные на стволах лесных пород в Брянском опытном лесничестве. Тр. по лесн. опытн. делу в России, вып. XXXVII, СПб., 1912.

Воронов Ю. Н. Свод сведений к микофлоре Кавказа. Тр. Тифл. бот. сада, 1915.

Ванин С. И. Курс лесной фитопатологии, ч. I. Гос. Изд. с.-х. и колхозно-коопер. лит., М.—Л., 1931.

Шереметева Е. П. Иллюстрированный определитель грибов Средней России, I. Изд. Естеств.-истор. музея гр. Е. П. Шереметевой в с. Михайловском Московской губ., 1908.

Ячевский А. А. Определитель грибов, I. Департамент земледелия, СПб., 1913.

Bondarzew A. und Singer R. Zur Sistematik der Polyporaceen. Ann. Mycol. Berlin, 1941.

Bourdot et Galzin. Hyménomycètes de France. Marcel, 1928.

Bresadola G. Selecta mycologica. Ann. Mycol. Berlin, 1920.

Bresadola G. Iconographia Mycologica, XXII, Milano, 1932.

Burt E. A. Hymenomycetous Fungi of Siberia and Eastern Asia, mostly of wooddestroying Species. Ann. Miss. Bot. Gard., vol. XVIII, № 3, 1931.

Donk M. A. Revision der Niederlandischen Homobasidiomycetae—Aphyllophoraceae. Med. Bot. Mus. Univ. Utrecht, № 9, 1933.

Fries E. Systema Mycologicum, I, Lundae, 1821.

Fries E. Systema Orbis Vegetabilis, I. Lundae, 1825.

Fries E. Elenchus fungorum, I. Griphiswaldiae, 1828.

Fries E. Epicrisis sistematis mycologici seu Sinopsis Hymenomycetum. Upsaliae, 1836—1838.

Fries E. Hymenomycetes Europaei sive Epicriseos sistematis mycologici. Upsaliae, 1874.

Karsten A. Kritisk ofversigt of Finlands Basidsvampar. Helsingfors, 1889.

Migula W. A. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Deutsch-Oesterreich und der Schweiz. Basidiomycetes, Bd. III, 2 Teil, 1 Abt., 1912.

Morot M. A. Note sur l'identité spécifique du P. abietinus Fr. et de l'Irpex fusco-violaceus Fr. Journ. Bot., 1888.
Murrill W. A. Polyporaceae-Agaricaceae. North American Flora, IX, New York, 1907—1916.
Neumann J. The Polyporaceae of Wisconsin. Wisc. Geol. a. Nat. Hist. Surv. Bull. XXXIII, 1914.
Patouillard N. Les Hyménomycètes d'Europe. Paris, 1887.
Persoon Ch. H. Mycologia europaea, II. Erlangae, 1825.
Pilát A. Additamentia ad floram Sibiriae Asiaeque orientalis mycologicam. Bull. Soc. Mycol. de France, t. XLVIII, 1932; t. XLI, 1935.
Pilát A. Atlas des Champignons de l'Europe, Praha, 1936—1942.
Quélet L. Flora mycologique de la France et des pays limitrophes. Paris, 1888.
Shope P. F. The Polyporaceae of Colorado. Ann. Miss. Bot. Gard., XVIII, № 3, 1931.
Singer R. Pilze aus dem Kaukasus. Beih. Bot. Centralb. XLVI, Abt. II. Dresden, 1929.
Weinmann C. Hymeno- et Gasteromycetes, hucusque in Imperio Rossico observatos recensuit. Petropolis, 1836.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА.
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

В. Я. ЧАСТУХИН и М. А. НИКОЛАЕВСКАЯ

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО РАЗЛОЖЕНИЮ ОРГАНИЧЕСКИХ ОСТАТКОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ГРИБОВ И БАКТЕРИЙ В ДУБРАВАХ, СТЕПЯХ И ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ЛЕСНЫХ ПОЛОСАХ

ВВЕДЕНИЕ

Эколого-физиологические исследования микроорганизмов, вызывающих распад растительных остатков в природе, являются одним из существенных разделов новой нарождающейся дисциплины — биологии почв.

Важность такого рода исследований была понята и сформулирована целым рядом ученых. Однако биологическое направление в почвоведении, основоположниками которого являются выдающиеся русские ученые — Костычев, Вильямс и Докучаев, — получило широкое развитие только в настоящее время благодаря победе мичуринского агробиологического учения в науке и объединению всех научных сил нашей страны для осуществления великого сталинского плана преобразования природы, частью которого является и практическое освоение комплекса Костычева—Вильямса—Докучаева.

Почвенная микробиология уже давно приобрела права гражданства и существует как вполне оформившаяся дисциплина, однако, трактуя биологические процессы в почве с чисто бактериологической точки зрения, она далеко не исчерпывает всего разнообразия явлений, вызываемых в почве различными организмами.

Из литературных данных по исследованию процесса распада растительных остатков и из материалов, приведенных в нашей работе, можно с значительной долей уверенности заключить, что грибным организмам принадлежит ведущая роль в процессах разложения сложных лигно-целлюлозных соединений в природе. С этой точки зрения очень важно привлечь внимание микологов к изучению экологической роли всей обширной группы грибных организмов.

Мы знаем уже довольно много о колоссальном разнообразии грибов, существующих в природе, многое можем сказать об их распространении, но место и роль отдельных видов в динамике природных процессов освещены еще очень слабо.

Эколого-физиологическое направление при изучении грибов важно не только для понимания почвенных процессов, оно необходимо и для дальнейшего плодотворного развития всего раздела физиологии низших организмов, базировавшегося до настоящего времени главным образом на изучении группы плесеней.

Теперь уже ясна необходимость, помимо систематического изучения грибов, развернуть и широкие исследования в области как экологии, так и физиологии этих организмов.

Настоящая работа представляет опыт такого комплексного исследования. Первая ее часть, посвященная исследованию биологии почв хвойных лесов, была опубликована в 1948 г. Настоящая, вторая часть содержит материалы по исследованию процесса распада растительных остатков в лиственных лесах, залежных степных участках и полезащитных лесных полосах.

Наблюдения в природе и экспериментальные исследования выполнены в основном в Воронежском Государственном заповеднике. Материалы по обследованию лесных полос и степных участков собраны в Каменной Степи (Институт земледелия им. В. В. Докучаева).

Обработка всех материалов и определения сделаны в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Здесь существенную помощь нам оказали специалисты Отдела споровых: при определении трутовиков — А. С. Бондарцев и Т. Л. Николаева, при определении шляпочных грибов — Б. П. Васильков. Член-корреспондент Академии Наук Н. А. Наумов оказал нам содействие при определении несовершенных грибов.

Всем упомянутым выше лицам авторы приносят свою глубокую благодарность.

Фотографии в природе и микрофотографии сделаны сотрудником Государственного Воронежского заповедника И. И. Ковалевским.

В работе описаны грибы и бактерии как основные организмы, осуществляющие процессы распада. Этим, конечно, вопрос не исчерпывается. При разложении органических веществ и в почвообразовательных процессах большое значение имеют актиномицеты, водоросли, а также различные представители животного мира.

Изучение этих групп составляет одно из звеньев комплексного изучения биологии почв и является очередной задачей дальнейших исследований в этом направлении.

В особенности важно установить значение зоогенных факторов в разложении растительных остатков — роль жвачных в степях, насекомых, червей и т. д. В этой области сделано пока немного. Тем более следует отметить появление за последнее время ряда работ, из которых особенного внимания заслуживает труд Гилярова (1949), посвященный почвенным насекомым.

Эта работа, надо надеяться, послужит толчком к дальнейшим исследованиям не только в области энтомологии, но и по другим разделам почвенной фауны.

Часть I

ЭКОЛОГО-СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Глава I

МЕТОДИКА ЭКОЛОГО-СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Подробное описание разработанной нами методики эколого-систематического анализа имеется в работе по биологии почв хвойных лесов (Частухин и Николаевская, 1948).

Здесь указываются только некоторые главные принципы, принятые нами при проведении всего исследования.

В каждом растительном ценозе имеется весьма пестрая смесь видов, причем удельный вес отдельных форм в образовании того или иного растительного комплекса не одинаков. Поэтому первой задачей, возникающей при изучении процесса распада растительных остатков в природе, с нашей точки зрения, является определение основных видов высших растений, дающих максимальное количество органического отпада.

Разложение органических остатков в природе осуществляется разнообразной флорой грибов и бактерий, самый же процесс распада проходит через ряд фаз, характеризующихся вполне определенными ассоциациями. Последовательность появления (сукцессия) отдельных видов и целых комплексов грибов и бактерий связана с химическими изменениями, происходящими в субстрате благодаря жизнедеятельности тех или иных микроорганизмов. Как в ассоциациях высших растений, так и в микробных комплексах, развивающихся при разложении растительных остатков, не все формы имеют одинаковое значение.

В данном случае задача сводится к разрешению двух вопросов: во-первых, к изучению важнейших микроорганизмов, вызывающих процесс распада; во-втоуых, к подробному исследованию тех разлагающихся растительных материалов, где эти процессы происходят. Что касается первого вопроса, то необходимо отметить, что до последнего времени главное внимание было обращено на бактериальную флору. Роль остальных организмов, обитающих в почве, в особенности грибов, до настоящего времени освещена очень слабо.

При рассмотрении второго вопроса мы видим, что большая часть исследователей изучали процесс разложения растительных остатков недиференцированно. Между тем лесная и луговая подстилки представляют собой такие смеси, в состав которых входят самые различные по химическому составу элементы, как древесина, листья, корни, травянистые остатки и т. д. Трудно допустить, чтобы разложение этих сложных смесей осуществлялось каким-либо одним или небольшой группой организмов.

Учитывая все сказанное выше, мы попытались диференцировать процесс разложения растительных остатков, накопляющихся в природе, в зависимости от характера разлагающихся материалов, т. е. отдельно исследовать распад древесины, хвои, листьев разных деревьев, остатков травянистой растительности и т. д.

По своему химическому составу главная масса растительных остатков, попадающих на поверхность почвы, состоит из лигно-целлюлозных соединений, только очень незначительная часть приходится на долю азотистых веществ или легко растворимых углеродистых соединений.

Стебли и листья травянистых растений в степных подстилках состоят из целлюлозы, лигнифицированной целлюлозы и очень небольшой части других соединений. И еще в большей степени это относится к лесным подстилкам, где роль лигнифицированных веществ значительно возрастает. Таким образом, не будет преувеличением сказать, что в основном процесс распада органических веществ в природе есть процесс разложения клетчатки и лигнина. На фоне этого основного процесса развиваются и все остальные — вроде распада белков, жиров и т. п.

В связи с изложенным всё исследование начиналось нами с изучения высших сумчатых и базидиальных грибов, вызывающих распад лигно-целлюлозных соединений.

Предварительно проводилось общее исследование микофлоры, развивающейся в различных растительных ассоциациях. При сборе материалов отмечалось распространение того или иного вида грибов, делались наблюдения над сменой видов в связи с постепенным разрушением растительных остатков и т. д. В результате такого обследования можно получить общее представление о характере микофлоры, свойственной той или иной растительной группировке, о смене видов и целых ассоциаций, о причинах гибели растений и об условиях накопления растительных остатков. Для того, чтобы получить более четкую и объективную картину имеющихся в исследуемой ассоциации количественных соотношений организмов, мы использовали несколько видоизмененный метод пробных площадок, широко применяемый геоботаниками.

В зависимости от результатов, полученных при общем изучении растительных ассоциаций, в каждом отдельном ценозе в наиболее характерных местах выбирается одна или несколько учетных площадок. На площадках производится подробное обследование распределения растительных остатков, колод и пней в лесу, разных типов степных подстилок в степях. Подстилки по своему составу обычно весьма неоднородны, но при подробном обследовании, однако, можно всегда установить участки более или менее сходные. Участки эти мы назвали «ситуациями».

Для характеристики ситуаций мы брали пробы путем вырезания верхнего слоя подстилки в форме квадратов (площадью 1/16 м²). Пробы в лаборатории делились на отдельные фракции (листья, корни, веточки и т. д.). Границы ситуаций, а также пни, колоды и найденные на них виды грибов наносились на специальные карты, что позволяло в известной мере судить о зависимости видового состава грибов от субстрата. О присутствии грибницы отдельных видов мы судили по плодовым телам.

Из сказанного можно видеть, что все исследования начинались с изучения макроскопических грибов. Однако, конечно, не только они осуществляют процесс минерализации растительных остатков. В этом процессе большое значение имеют также микроскопические грибы и бактерии.

Для выделения микроскопических грибов и бактерий мы применяли агаризованное сусло и мясо-пептонный агар, для целлюлозоразрушающих форм — гелевые пластинки с фильтровальной бумагой, пропитанной раствором физиологически кислых и щелочных солей. Для исследования отдельных физиологических групп бактерий применялась общеизвестная методика группового анализа.

Помимо посева, на питательные среды при анализе микофлоры растительных остатков был использован метод влажных камер — способ, обычно применяемый для выявления дереворазрушающих грибов, не выделяющихся при посевах на обычные питательные среды. Отдельные элементы подстилки изучались детально при помощи бинокулярной лупы. При выделении культур базидальных грибов, и в особенности микоризных форм, применялись посевы стерильно вырезанных кусочков плодовых тел на питательные среды, содержащие ростовые вещества.

Из сказанного можно видеть, что для изучения микроорганизмов, осуществляющих распад органических веществ, мы применяли комплексную методику, позволяющую охватить возможно большее количество микроорганизмов. Здесь весьма важно подчеркнуть то принципиальное различие, которое существует между примененной нами методикой и обычными микробиологическими анализами почв и растительных остатков. Стандартные микробиологические методы рассчитаны на выявление

микроорганизмов, развивающихся главным образом за счет легко разлагающихся соединений. Отсюда получалась довольно своеобразная трактовка биологических процессов в почве. Распад белков, простейших углеводов и чистой клетчатки относительно легко осуществляется бактериальной флорой. Поэтому не удивительно, что, применяя обычные бактериологические способы исследования, мы ограничиваемся совершенно искусственно весьма незначительным кругом микроорганизмов, невольно приписывая им общее значение.

На основании таких исследований широко распространилось, например, представление, что разрушение целлюлозы в природе осуществляется главным образом целлюлозоразрушающими бактериями. Если говорить о фильтровальной бумаге, то действительно на этом субстрате целлюлозоразрушающие бактерии развиваются очень энергично. Но было бы весьма ошибочным переносить этот вывод безоговорочно на лигнифицированные растительные материалы вроде листьев, стеблей трав или древесного отпада, составляющих основную массу природных растительных остатков. При аэробных условиях распада здесь главную роль играют большей частью не бактерии, а грибы.

Далее, невозможно не упомянуть еще об одном методе, прочно укоренившемся при почвенных микробиологических исследованиях. Для того чтобы судить о микробной деятельности в почве и в разлагающихся растительных остатках, согласно стандартной микробиологической методике применяются посевы испытуемых субстратов на пластинки и путем подсчета выросших колоний определяется интенсивность микробиальных процессов. Если такая методика вызывает возражения при изучении бактериальной флоры, то по отношению к грибам она уже совершенно не рациональна, в особенности если таким путем производится сопоставление грибных и бактериальных процессов в субстрате: действительно, распад древесины осуществляется совершенно специфическими базидиальными грибами. В древесине мицелий этих грибов не образует спор, не образуются споры и на обычных питательных средах; в то же время благодаря именно этим грибам происходит разрушение древесины. Спрашивается, что может дать сопоставление количества грибов и бактерий, вырастающих при посеве на пластинки разлагающейся древесины? Несомненно, в этом случае появится некоторое количество бактерий и плесневых грибов, сопровождающих основных разрушителей древесины, сами же возбудители могут совсем не развиться или развиться в очень слабой степени.

Количественные подсчеты бактерий, приведенные в работе, были нами сделаны в порядке общих ориентировочных исследований, и только с такой точки зрения они и должны рассматриваться. Объективное значение такие вычисления могут получить только на базе точных физиолого-химических экспериментов с учетом роли отдельных видов во всем процессе. Для грибов такую работу мы попытались провести (ч. II), для бактерий это еще необходимо сделать. В особенности здесь важно принять во внимание взаимоотношения, существующие между грибной и бактериальной флорой.

Глава II

МИКОФЛОРА ДУБРАВ (ВЫСШИЕ ГРИБЫ)

Если в северных хвойных лесах наибольшее значение имеет ель, ареал распространения которой охватывает огромные территории северной части Европы, то в зоне лиственных лесов и в лесостепи несомненно

наибольшее значение имеет дуб. При изучении процесса распада растительных остатков в хвойных лесах мы, естественно, обратили главное внимание на ельники и сосновые боры. В силу тех же соображений в южной лиственной зоне мы в первую очередь приступили к изучению дубрав.

Дубравы изучались нами в Воронежской области в условиях, где граница лесов прилегает непосредственно к черноземному степному району. Это дало нам возможность проследить и за условиями, создающимися уже непосредственно в степной зоне при насаждении там лесных полос. Последнему вопросу посвящена следующая глава этой работы. Описанные ниже материалы по микофлоре дубрав собраны в северной части Воронежской области, в Воронежском Государственном заповеднике (Графский лесной массив).

Территория Воронежского заповедника охватывает обширное пространство около 40 тысяч гектар и отличается как богатством видового состава древесных пород, так и разнообразием типов лесов.

Здесь можно встретить обширные сосновые боры, дубравы разных типов и значительные пространства пойменных ольшатников.

Причины гибели дубов. При исследовании условий процесса распада растительных остатков в первую очередь приходится столкнуться с причинами образования и накопления отмерших растительных остатков.

В отношении хвойных пород в разрешении этого вопроса мы не встречали особых затруднений; значительно сложнее, как оказалось, обстоит дело при изучении дубрав.

Наши наблюдения показали, что не может быть речи об одной причине гибели дубов, но ведущие, основные факторы, обусловливающие отмирание деревьев, могут быть, конечно, установлены.

В первую очередь укажем на факторы антропогенного происхождения, как то лесные пожары и вырубки, в результате которых накопляется древесный отпад, главным образом в виде пней. После валки деревьев образуется новая поросль, часть которой быстро погибает в процессе естественного изреживания, что также приводит к накоплению отпада.

Вторым фактором, вызывающим гибель дубов, являются различные паразитные грибы. Здесь наибольшее значение имеют *Fomes igniarius*, *F. robustus*, *Polyporus sulfureus*, *P. driophilus*.

Дубы, зараженные паразитными грибами, при сильном ветре ломаются в местах развития гнили. Так образуются достигающие нескольких метров высоты пни и колоды. Наконец, важным фактором, обусловливающим гибель деревьев и накопление дубового отпада, является массовое усыхание дубов (причины этого явления до сих пор с достоверностью не установлены).

Массовое усыхание дубрав в лесостепной зоне наблюдалось в течение последнего столетия не один раз. Особенно значительных размеров оно достигло в 1928 г., когда в одном из крупнейших дубовых массивов Воронежской области — в Шиповом лесу — сплошным и частичным усыханием было повреждено более 4.5 тыс. га и за 3 года было вырублено около 600 тыс. м^3 сухостойного дуба.

С 1930 по 1940 г. усыхание периодически наблюдалось в разных местах, но не достигало значительных размеров. Новая волна усыхания наблюдалась в различных частях Воронежской области в 1943—1944 гг.

Выяснению причин этого явления посвящено несколько работ. Науменко (1930), Стратонович и Заборовский (1931), при обследовании

Шипова леса в 1930 и 1931 гг. пришли к заключению, что причиной усыхания дубов здесь явилось неблагоприятное сочетание факторов метеорологических, энтомологических и фитопатологических.

Исследования по усыханию дубов в Воронежском заповеднике были проведены также Яковлевым и Науменко в 1944—1945 гг. после имевшего здесь место массового усыхания дубрав (Яковлев, 1949; Науменко, 1949).

Науменко, анализируя ряд явлений, предшествовавших и сопутствовавших усыханию дуба, приходит к следующим выводам. Исходным моментом в цепи факторов, приведших к усыханию дуба, является объедание листвы непарным шелкопрядом, инвазия которого имела место в годы, предшествовавшие усыханию. В результате объедания листвы и последующего поражения вновь развившихся листьев мучнистой росой дубы имели исключительно малый прирост древесины: зимой наблюдалось отмирание камбия, а весенние заморозки погубили неодревесневшие побеги последнего года. Все это привело к окончательной гибели деревьев. Как на дополнительный фактор автор указывает на поражение в отдельных случаях корней мицелием опенка, ускоряющего процесс отмирания стволов.

Яковлев, изучая ход прироста древесины в дубравах в разных экологических условиях, рассматривает усыхание дубов как явление биогеоценологическое. Сочетание неблагоприятных метеорологических и гидрологических условий за последние 15 лет обусловило, по мнению автора, быструю дифференцировку деревьев с пониженной деятельностью камбия и малым приростом древесины, а объедание листьев непарным шелкопрядом способствовало еще большему ослаблению деятельности камбия. Угнетенные деревья оказались «неподготовленными» к иссушающему действию весенних заморозков, что и привело к вымерзанию почек и молодых побегов и окончательной гибели деревьев. Вместе с тем у автора имеется указание на то, что участки сухостоя только частично совпали с участками массового распространения непарного шелкопряда, уничтожавшего листья дуба в годы, предшествовавшие усыханию.

Нападению непарного шелкопряда подвергался не только дуб, но и другие лиственные породы за исключением ясеня. Однако это не привело к их гибели.

Неясно также в концепции автора и другое обстоятельство: ослабление и усиление деятельности камбия проявлялось, помимо дуба, и у других деревянистых растений, входящих в состав I и II ярусов подлеска; но после резкого падения в 1943 г. кривая нарастания у других пород пошла в 1944 г. вверх, в то время как у дуба она продолжала падать.

Из более ранних работ, посвященных вопросу о засыхании дуба, можно упомянуть статью Топчевского (1912) о высыхании дуба в б. Подольской губернии. Причиной этого явления, по мнению Топчевского, была длительная культура дубов вегетативным путем от пневой поросли, что вызвало ослабление корневой системы.

Высыхание дубов в Тульских засеках наблюдал также Самофал (1929). Этот исследователь основной причиной гибели дубов считает длительную засуху, которая резко отзывается на дубе как на породе малоустойчивой.

Наконец, надо еще упомянуть статью Тольского (1929), описавшего массовое засыхание дубов в б. Харьковской губернии. Однако в данном случае речь идет не о гибели дубов, а о высыхании целых лесных масси-

вов из различных лиственных пород. Причиной этого явления автор считает изменение гидрологического режима.

Наблюдения Тольского несколько противоречат данным Самофала, который считает, что дубы начинают засыхать в первую очередь. Такое же массовое засыхание лесных массивов в связи с изменением гидрологического режима отметил в Сталинградской области Лагерев (1939).

Из приведенных материалов можно видеть, что интересующий нас вопрос еще очень мало разработан. Взгляды отдельных исследователей часто противоречат друг другу; то же самое, как будет показано в дальнейшем, относится и к ряду зарубежных работ, опубликованных за последнее время.

Приведенные здесь соображения побудили нас несколько подробнее заняться этим вопросом.

Правда, исследование этого вопроса уже выходит за рамки настоящей работы, но обойти его мы никак не могли, так как распад растительных веществ тесно связан, как мы уже указывали, с причинами гибели и отмирания деревьев.

Приступая к этим исследованиям, мы обратили внимание в первую очередь на происхождение дубрав в Воронежском Государственном заповеднике. В статье Топчевского имеются указания на ослабление корневой системы дубов вследствие культуры деревьев в течение ряда поколений от пневой поросли. Эти соображения могут иметь известное значение и для дубрав заповедника.

С большей или меньшей долей уверенности можно считать, что дубовые леса в районе Воронежского Государственного заповедника подвергались многократным рубкам и что возобновление здесь шло главным образом вегетативным путем через пневую поросль. В этих условиях живая ткань порослевых дубов находится в первый период роста в непосредственном соприкосновении с мертвой, разлагающейся древесиной пенька, что создает возможность перехода мицелия грибов из пня на живую древесину. Общее микологическое обследование разлагающихся пней в Воронежском заповеднике показало, что их распад в основном осуществляется *Daedalea quercina*. Гриб этот в лесной фитопатологии считается факультативным паразитом, могущим иногда переходить на живые деревья. Однако детальных исследований по этому вопросу немного. Для лесостепной зоны можно указать на работу Соловьева (1936), который на основании обследования Шипова леса и Теллермановского лесного массива пришел к выводу, что в пневых порослях возможна передача заражения *Daedalea quercina* растущим деревьям через зараженные пни.

Нами было проведено обследование как самих пней, так и порослевых дубов от них. С этой целью деревья спиливались на уровне пня, распространение гнили изучалось как в комлевой части живого дерева, так и на расстоянии 1—2 м от комля.

Обследование таких деревьев позволило установить следующее. В результате развития дереворазрушающих грибов на пнях кора отпадает и на оголенной древесине вскоре образуются плодовые тела, главным образом *Daedalea*.

Одновременно с этим происходит энергичное развитие молодых дубков из поросли. Как только ствол быстро растущих дубков начинает соприкасаться с древесиной пня, в местах соприкосновения живой древесины и мертвой ткани можно наблюдать энергичную деятельность камбия, характеризующуюся значительным расширением в этих участках годичных колец. В результате молодая, энергично развивающаяся

ткань начинает обрастать мертвые, пронизанные мицелием гриба ткани пеньков. В зависимости от размеров пня такое обрастание может итти в дальнейшем двумя путями. Если пень не очень велик, то молодая растущая ткань окружает его полностью и у основания дерева остается только небольшое расширение, заплывающее при утолщении дерева. Таким образом внутри совершенно здорового дерева остается мертвая, зараженная мицелием гриба древесина. Если же пень очень велик, то камбий молодого дуба оказывается неспособным покрыть весь пень и этот последний продолжает торчать из окружающей его живой ткани. В таких случаях деятельность дереворазрушающих грибов продолжается. Происходит только смена видов: *Daedalea quercina* заменяется видами *Mycena* или *Hymenochaete*. Древесина пня постепенно превращается в труху, и вместо пня у основания ствола дуба в конце концов образуется дупло.

Пронизанную мицелием гриба древесину пня, непосредственно соприкасающуюся с молодой растущей тканью дуба, отличить от живой древесины довольно легко как по окраске, так и по механической прочности. Наши наблюдения показали, что обычно гниение древесины от пенька не распространяется на живую ткань.

В особенности это хорошо видно при микроскопическом исследовании пограничной зоны. При исследовании 10 модельных деревьев, связанных с пнями, зараженными *Daedalea quercina*, только в одном случае было установлено проникновение гнили из пенька в живое дерево. В остальных случаях древесина на границе с гнилью оказывалась нетронутой, иногда же в сердцевинной ее части можно было наблюдать небольшие потемневшие участки. Очевидно, живая ткань дерева активно сопротивляется проникновению гриба.

Эти наблюдения требовали, однако, экспериментальной проверки, что могло быть сделано путем микробиологического анализа, который подтвердил бы наличие или отсутствие мицелия гриба в тканях. Способ посевов считается одним из наиболее достоверных методов, принятых в фитопатологии. Такие культуры и были нами поставлены.

Посевы производились на агаризованное сусло. Кусочки древесины были помещены на питательную среду в чашках Петри и в пробирках; последний способ оказался более удобным, так как в чашках Петри посевы постепенно загрязнялись воздушной флорой (развитие мицелия базидиомицетов на питательных средах происходит довольно медленно).

Всего было исследовано семь деревьев, из них шесть представляли поросль от пней, зараженных *Daedalea quercina*, с плодовыми телами этого гриба на пнях, и одно выросло от пенька с *Polystictus versicolor*. Для посева материал брался из следующих участков: 1) из древесины пенька, 2) из древесины комля на уровне земли на границе с гнилью и из сердцевинной части, 3) с участков древесины на расстоянии 1—2 м от основания дерева. Результаты посевов показаны в табл. 1.

Из таблицы видно, что гнилые участки пенька, на которых обнаружены плодовые тела базидиомицетов, в большинстве случаев дают в посевах рост мицелия этих грибов. Таким путем подтверждается достоверность метода посевов, дающих возможность выявить живой мицелий гриба в исследуемом субстрате.

Далее, из приведенных в таблице материалов можно видеть, что в комлевой части древесины живого дерева, даже тогда, когда в ней обнаружены потемневшие участки, кажущиеся гнилыми, базидиомицеты не выделяются. Тот же результат получается при посевах из сердцевинных и периферических участков древесины на уровне одного и двух метров от основания дерева.

Таблица 1

Микробиологический анализ поросли от пней с *Daedalea quercina*

Возбудители гнили	Пень	Живое дерево		
		основание	на высоте 1 м	на высоте 2 м
Daedalea quercina . . .	Мицелий базидиомицета.	Мицелий с хламидоспорами.	Стерильно.	Стерильно.
Daedalea quercina . . .	Мицелий базидиомицета.	Мицелий с хламидоспорами.	Синева.	Стерильно.
Daedalea quercina . . .	Мицелий базидиомицета.	Стерильно.	Стерильно.	Стерильно.
Daedalea quercina . . .	Мицелий с хламидоспорами.	*Trichoderma*.	Стерильно.	Стерильно.
Daedalea quercina . . .	Мицелий базидиомицета.	*Trichoderma*.	*Trichoderma*.	Стерильно.
Daedalea quercina . . .	*Penicillium*.	*Penicillium*.	Стерильно.	Стерильно.
Polystictus versicolor . .	Мицелий базидиомицета.	Стерильно.	*Penicillium*.	Стерильно.

Посевы из здоровой ткани остаются стерильными. Посевы из участков потемневшей древесины либо остаются стерильными, либо дают рост сапрофитных грибов.

Таким образом, полученные данные позволяют сделать заключение, что условия для развития в живом дереве мицелия *Daedalea quercina* не благоприятны и что в тех случаях, когда мицелий этого гриба проникает в живую ткань, он вызывает незначительные повреждения и развитие его быстро приостанавливается, о чем свидетельствуют отрицательные результаты микробиологического анализа участков сердцевинной гнили из таких деревьев.

Помимо изучения модельных деревьев, мы просмотрели еще большое количество пней и кряжей высохших дубов в различных участках Воронежского Государственного заповедника. Хотя связь большинства деревьев с пнями, зараженными *Daedalea quercina*, установить нетрудно, но сердцевинной гнили, характерной для *Daedalea*, у засохших деревьев мы не находили.

Таким образом, приходится признать, что заражение дубов *Daedalea quercina* от пней не представляет для дубовых насаждений серьезной опасности и не может служить причиной массового усыхания.

То, что было сказано о *Daedalea quercina*, в еще большей степени можно отнести к другим дереворазрушающим грибам, развивающимся на дубовой древесине: *Hymenochaete rubiginosa*, *Mycena epipterygia* и некоторым другим сапрофитным видам, не переходящим на живую ткань дерева.

Продолжая, однако, поиски в этом направлении, мы столкнулись с видом, имеющим несомненно значение при массовом усыхании дубов. Этим видом оказался обычный опенок. Осенью у большинства обследованных нами засохших дубов не удавалось обнаружить сердцевинной гнили, но зато периферическая (заболонная) гниль и ризоморфа опенка под корой встречались очень часто.

Наблюдения проводились нами в 1946 и 1947 гг. Массовое распространение опенка в засыхающих дубравах удалось установить не сразу, так как в засушливом 1946 году плодоношения гриба совершенно не развивались; зато в 1947 г. можно было наблюдать картину массового появления опенка в местах усыхания дуба. Размещение участков усыхающего дуба на территории Воронежского Государственного заповедника приводится в работе Яковлева (1949). Им было установлено, что участки с большим количеством сухостойного дуба совпадали с участками преобладания наиболее оподзоленных, сухих и сильно увлажненных почв. В соответствии с этими данными и было проведено микологическое обследование двух крайних экологических типов дубрав: дубравы крапивной и сравнительно сухой дубравы на боровых почвах. Наблюдения показали, что опенок встречается по всей площади, но количество плодовых

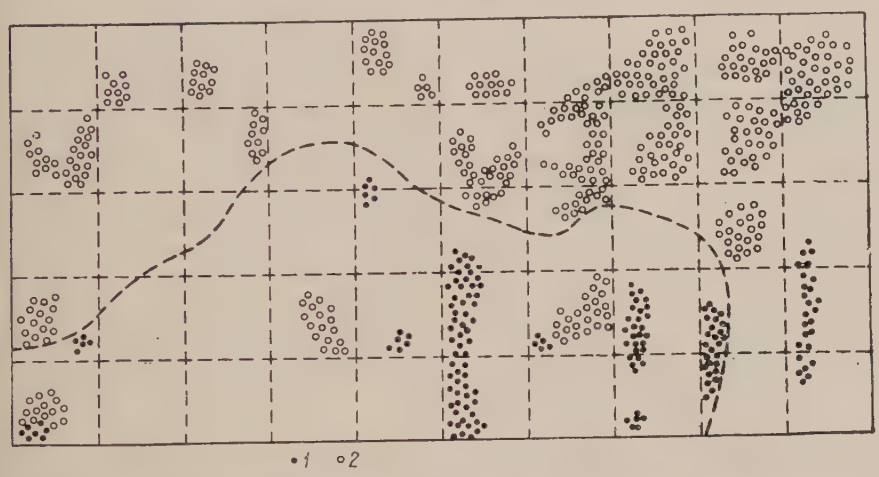


Рис. 1. Распространение опенка на учетной площади в районе усыхания дуба: *1* — в начале осени, *2* — в конце осени.

тел его колеблется, причем колебания эти в значительной мере зависят от времени обследования.

Первое маршрутное обследование дубравы крапивной было сделано в середине сентября. Обследование было проведено в целом квартале глазомерным путем по визирным линиям через 100 м. Места скопления карпофоров опенка отмечены на рис. 1 в виде точек. В сентябре только на отдельных участках дубравы крапивной можно было отметить развитие плодовых тел *Armillaria mellea*.

Второе обследование, проведенное в начале октября, показало, что участки, в которых плодоношения опенка совершенно отсутствовали, теперь были покрыты массой плодовых тел этого гриба. Места скопления плодоношений *Armillaria mellea* в этот момент отмечены на рис. 1 в виде кружков.

На карту нанесены места наибольших скоплений плодовых тел, рассеянно же плодоношения опенка встречались по всей обследованной территории. Массовые плодоношения грибных мицелиев на отдельных участках хорошо известны микологам. Это явление описано нами для *Collybia confluens* в сложных ельниках.

Кроме глазомерного маршрутного обследования, в этом же районе была заложена площадка размером 500 м², на которой было проведено

изучение распространения опенка и взаимоотношений между этим грибом и древесной растительностью. На рис. 2 указано фактическое количество плодовых тел и их расположение, а также расположение пней, колод и засохших дубов.

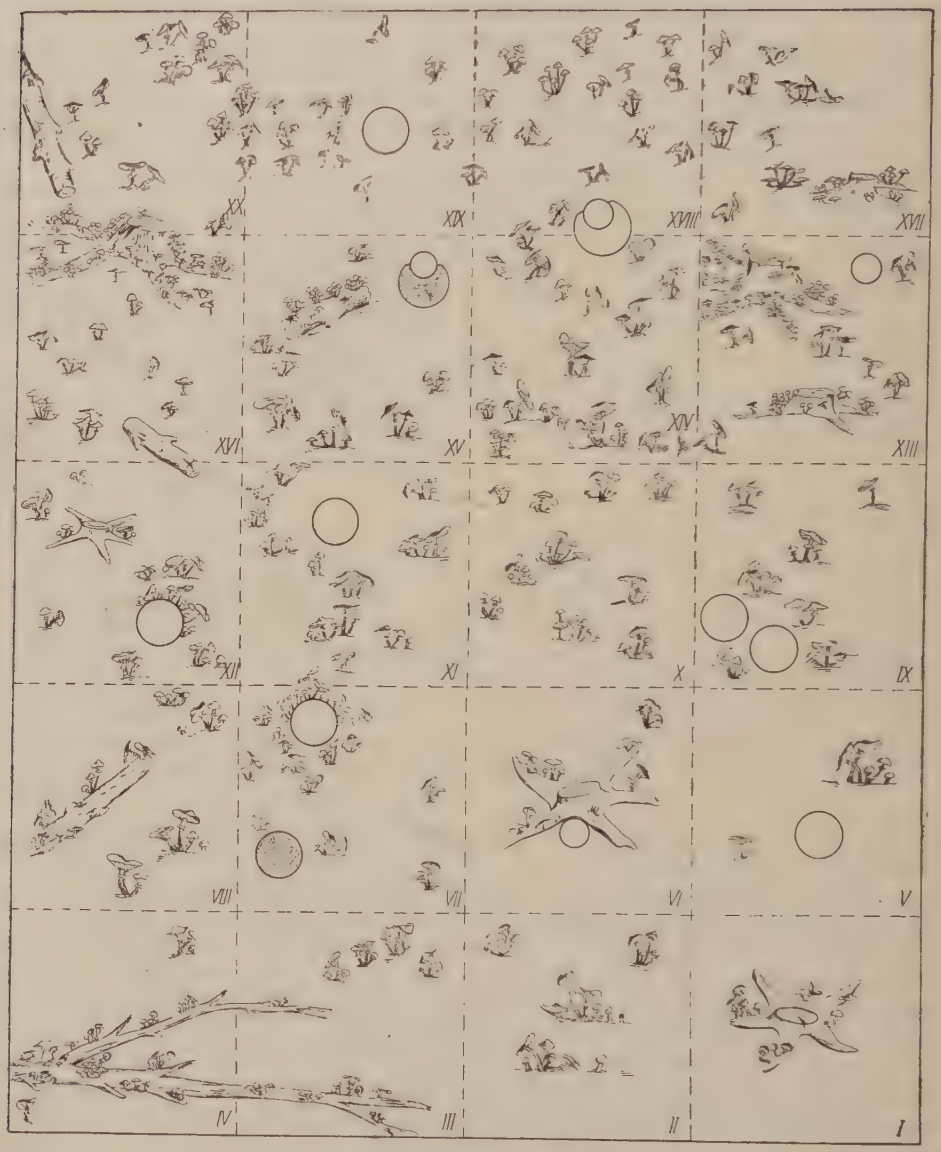


Рис. 2. Распространение опенка в дубовом лесу. На план нанесены все плодовые тела, фактически найденные на учетной площадке (500 м²) в момент обследования. *Кружками* здесь и дальше обозначены стоящие живые деревья, *затушеванными кружками* — засохшие стоящие деревья, *двойными кружками* — пеньки у основания деревьев.

Как можно видеть, вся площадка покрыта массой плодоношений гриба. Скопления плодовых тел отмечены не только на подстилке и на ду-

бовых колодах и пнях, но также и в большом количестве вокруг живых деревьев, причем отчетливо выступает связь грибов с корневой системой.

Это особенно хорошо заметно в том случае, когда грибы образуют характерные круги вокруг деревьев, располагаясь на корневых лапах последних.

Вся подстилка оказалась пронизанной ризоморфой, образующей густые сплетения. При исследовании корневой системы как полностью засохших, так и начинающих засыхать деревьев можно было обнаружить, что корни их оплетены густой сетью ризоморфы, плотно прилегающей к их поверхности. Видимые простым глазом повреждения ткани можно было легко обнаружить в местах прикрепления плодовых тел опенка на корневых лапах. Здесь из потемневших участков древесины нами были выделены при посеве на агаризованное сусло культуры мицелия опенка с характерным для этого гриба ростом, образованием ризоморфы и перистого мицелия.

Интересно отметить, что из отмерших корней нам культуры не удавались — обычно вырастали лишь различные сапрофитные грибы. Также нельзя было обнаружить и характерных кругов из плодовых тел опенка вокруг мертвых, засохших деревьев. В то же время на колодах и пнях опенок развивался в огромном количестве.

Для объяснения этого явления требуются еще дальнейшие наблюдения и эксперименты. Но в качестве предположения можно высказать следующее. Вслед за гибелью дерева начинается его высыхание, недостаток влаги препятствует дальнейшему развитию мицелия гриба, и его рост временно приостанавливается. С падением дерева на землю и его увлажнением покоящаяся грибница опенка вновь пробуждается, и начинается быстрый рост и плодоношение гриба. При обследовании дубовых кряжей и колод в местах сухостоя трудно бывает найти дерево без ризоморфы опенка.

Интересной подробностью засыхающего дубняка можно считать также большое количество ветровальных деревьев. Это явление совершенно не свойственно дубу и несомненно связано с повреждением корневой системы.

В некоторых случаях картина засыхающего леса напоминает массовые ветровальные участки в еловых лесах. Характер усыхания, внезапность его наступления указывает на поражение корневой системы.

Описанная выше картина характерна для наиболее влажного типа дубового леса — дубравы крапивной. По мере уменьшения влажности крапивная дубрава сменяется снытевыми и осоковыми типами дубрав. В этих местах также наблюдается различное по интенсивности заражение опенком. В качестве примера приводим участок снытевой дубравы, обследованной нами. Засыхания здесь в полном смысле слова еще нет, но отдельные суховершинные деревья встречаются нередко. Нередки также ветровальные деревья с подгнившими корнями. При осеннем обследовании этого участка также было обнаружено массовое заражение его опенком, хотя концентрация заразного начала не достигала здесь таких размеров, как в дубраве крапивной.

Если зараженность опенком сравнительно влажных типов лесов не оставляет сомнения, то весьма существенно выяснить, как обстоит дело в наиболее сухих типах леса.

Из работ Яковлева и Науменко известно, что и в этих условиях происходило массовое засыхание дуба. Приводим описание учетной площадки, заложенной на бедных боровых почвах недалеко от ст. Графской. Этот засыхающий дубняк имел совершенно другой характер, чем описанные выше крапивный и снытевый дубняки.

Здесь засыхали сравнительно молодые дубовые насаждения в возрасте 20—25 лет. К сожалению, мы не могли найти на этом участке дубовых колод, так как весь сухостой был убран, при этом образовались обширные площади, где производился выпас скота.

Наблюдения в этом районе проводились в течение всей осени. Появление опенка в массовом количестве можно было наблюдать значительно позже, чем в дубраве снытевой и крапивной, что, очевидно, связано со значительной сухостью этого открытого и выжженного солнцем участка по сравнению с другими типами леса. После достаточного увлажнения осенью и здесь началось массовое развитие грибов. Рис. 3 дает представление о характере микофлоры на этом участке.

В основном здесь доминируют два вида: *Armillaria mellea*, развивающаяся на живых деревьях, главным образом по краю учетной площадки, и *Mycena polygramma*, развивающаяся в сравнительно ксерофитной обстановке, на пнях, и доводящая до конца процесс распада дубовой древесины. Вследствие заражения корней дуба опенком начинается засыхание сравнительно молодых деревьев. Засохшие дубки вырубаются при санитарных прочистках, а на оставшихся пнях продолжает развиваться опенок, осуществляя основную фазу распада. По мере разложения пней к опенку присоединяется *Mycena polygramma*, которая доводит до конца процесс минерализации древесины. На указанной площадке много пней с *Mycena polygramma*, но в том же районе можно еще найти участки с засохшими деревьями, расположенными главным образом по краям площадки, где доминирует опенок.

Таким образом, развитие опенка наблюдается в Воронежском заповеднике в разнообразных экологических условиях. Наименее заражены опенком сложные боры с дубом, где плодоношения опенка встречаются только изредка и исключительно на пнях.

По данным Соловьева (1936), обследовавшего Теллермановскую рощу и Шипов лес, леса Воронежской области вообще сильно заражены опенком. На заражение опенком Шипова леса указывают также Стратонович и Заборовский (1931). Нам удалось детально изучить только микофлору лесных полос в районе Каменно-Степного оазиса. Здесь можно было констатировать полное отсутствие опенка.

По сравнению с микофлорой дубрав микофлора лесных полос в степи очень бедна. Здесь найдены *Hypholoma sublateritium*, *Stereum hirsutum*, *Polystictus versicolor* и др. Опенок на дубовых пнях не был обнаружен (описание микофлоры лесных полос см. стр. 249).

В лесных полосах Каменной степи (Институт им. В. В. Докучаева) на расстоянии 60 км от Шипова леса засыхания дубов не наблюдалось.

Между тем в крупнейших лесных массивах области, где имело место засыхание (Шипов лес, Теллермановская роща), опенок распространен очень широко.

Описанные выше наблюдения не оставляют сомнения в сплошном заражении усыхающих участков дуба опенком. Возникает лишь вопрос, насколько опенок способен вызвать массовую гибель деревьев.

В 1911 г. было обнаружено массовое засыхание лесов в Вестфалии, затем аналогичные данные были сообщены из Югославии, Англии, Франции и Америки. Вопрос о причинах этого явления вызвал оживленную дискуссию.

Баумгартен (Baumgarten, 1913) в качестве причины засыхания дубов в Вестфалии указывает на объедение листьев дуба непарным шелкопрядом и последующее заражение мучнистой росой. В тех случаях, где район засыхания не совпадает с распространением шелкопряда,

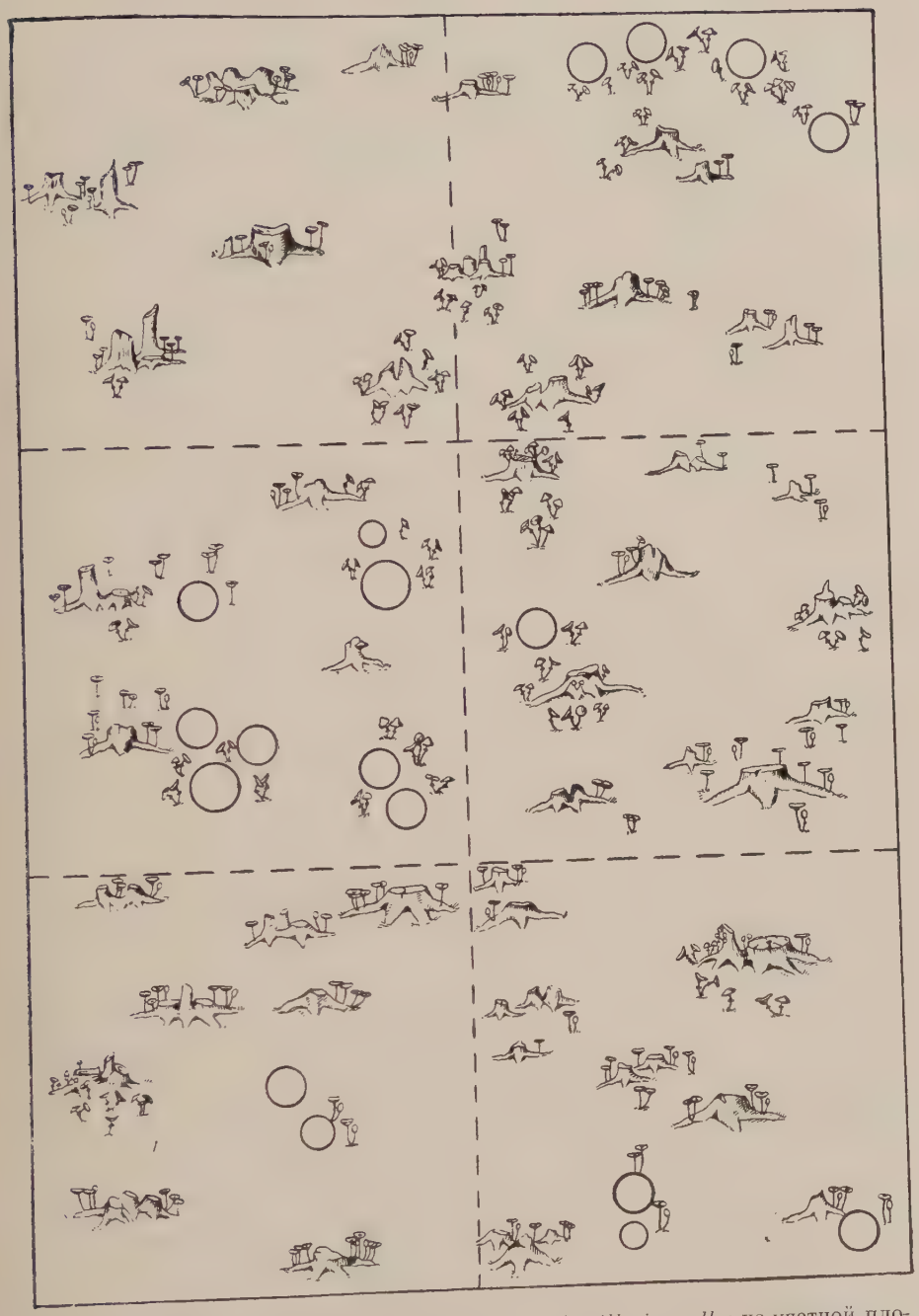


Рис. 3. Распространение *Mycena polygramma* и *Armillaria mellea* на учетной площадке (150 м²) в усыхающем дубняке на бедных боровых почвах. *Armillaria mellea*, в отличие от *Mycena polygramma*, изображена с частичным покрывалом на ножке. На план нанесены все плодовые тела, найденные на учетной площадке в момент обследования.

автор приводит другие причины, как то: вредное действие фабричных газов, снижение уровня грунтовых вод и засуху.

Опенку Баумгартен отводит самую второстепенную роль, так как придерживается той точки зрения, что этот гриб нападает только на отмершие или отмирающие деревья.

Никаких экспериментальных данных в подтверждение своего мнения Баумгартен не привел, хотя сам высказался о необходимости дальнейших исследований.

Совершенно иной точки зрения в отношении тех же лесов в Вестфалии держится Бальц. Этот автор в качестве основной причины выдвигает массовое заражение корней дуба опенком. Он резко критикует заключения Баумгартена как не обоснованные физиологически.

Точка зрения Бальца, высказывающегося очень осторожно, нашла вскоре подтверждение в наблюдениях Георгевича (Georgevitsch, 1926), описавшего массовое засыхание дубов в Югославии. Основной причиной этого явления Георгевич считает поражение корней дуба опенком. Этим исследователем была установлена способность бесцветных гиф опенка проникать через неповрежденную кору корней в ксилему. При этом на концах гиф, проникающих в сосуды, образуются своеобразные вздутия-бульбы, закупоривающие полости сосудов. Этот процесс, развивающийся в сосудистой системе корней, и приводит в конце концов к полной их закупорке и засыханию кроны.

К аналогичным выводам о роли опенка в засыхании дубовых лесов Югославии приходит Иозефович.

Деморлен (Demorlaine, 1927), изучавший явление засыхания дубрав во Франции, приводит ряд причин, вызывающих повреждение дубовых насаждений, вполне присоединяясь, однако, к мнению Иозефовича о значении опенка, наносящего окончательный удар ослабленным деревьям.

Приблизительно в таком же духе высказались Робинсон (Robinson, 1927) и Осмастон (Osmaston, 1927) о причинах гибели дубовых лесов в Англии. Этими авторами было отмечено значение отдельных факторов, снижающих стойкость дубовых насаждений. Сюда они относят повреждения листвы насекомыми и мучнистой росой, различные работы, проводимые в лесных массивах во время войны, и пр. Основным же фактором, вызывающим окончательную гибель деревьев, они также считают *Armillaria mellea*.

Опенок легко переходит с лесных пород на различные культурные деревья — яблони, груши и др., а в тропических странах на кусты чая и кофе; ввиду этого значение опенка для культурных растений изучено весьма детально. Описание заражения культурных растений не входит в план нашей работы, поэтому мы приведем только те данные, которые представляют интерес с точки зрения общей биологии опенка.

В первую очередь здесь надо отметить работу Чайльда и Целлера (Childs a. Zeller, 1929), показавших, что в Америке существуют биологические расы опенка, отличающиеся способностью заражать фруктовые деревья. Согласно наблюдениям этих исследователей, расы опенка, развивающиеся на сосне, не способны переходить на фруктовые деревья, в то время как расы, развивающиеся в дубовых лесах, обладают высокой вирулентностью и свободно заражают фруктовые деревья.

Эта особенность опенка получила настолько широкую известность, что обычно среди садовников опенок, поражающий фруктовые деревья, носит название «дубового гриба». Наличие двух рас — «дубовой» и «сосновой», — отмеченное Чайльдом и Целлером, существенно отличает европейские штаммы опенка от американских, так как на основании

наблюдений в Европе установлено, что опенок переходит на садовые деревья так же легко с хвойных пород, как и с лиственных.

Существенный интерес представляет работа Лича (Leach, 1939) о поражении опенком чайных кустов в Африке. По наблюдениям этого исследователя, опенок поражает только живые корни ослабленных деревьев, отмершие же корни быстро заселяются различными сапрофитными грибами, препятствующими развитию опенка. На основании этих наблюдений автором выработан своеобразный биологический метод борьбы с опенком, заключающийся в кольцевании деревьев, намеченных к вырубке, по крайней мере за год до валки. Эта операция приводит к отмиранию корней и заселению их грибами, не опасными для чайных плантаций. На основании своих наблюдений Лич считает, что наиболее опасными деревьями, с точки зрения легкости заражения их опенком, являются виды, обладающие особенно живучими корнями; виды же, корневая система которых быстро погибает после валки, в этом отношении менее опасны.

В заключение этого краткого обзора, не исчерпывающего, конечно, всей обширной литературы по опенку, необходимо упомянуть монографию Рейтсма (Reitsma, 1932) и сводку Мюнха (Münch, 1924), из которых мы приводим только важнейшие выводы.

Опенок в настоящее время можно считать факультативным паразитом, нападающим на ослабленные по тем или иным причинам деревья. Мицелий и ризоморфа этого гриба могут свободно проникать через неповрежденную кору корней, ввиду чего опенок не может быть отнесен к группе раневых паразитов.

Многочисленные исследования деревьев, зараженных опенком, показали, что между паразитом и растением-хозяином здесь происходит борьба, исход которой может быть различным — от гибели дерева до полного его выздоровления и гибели паразита.

Подробные физиологические исследования Рейтсма позволяют установить зависимость развития мицелия и ризоморфы опенка от состава и концентрации питательной среды и других факторов. (Между прочим, оказалось, что засоленные почвы совершенно не пригодны для развития гриба).

Из приведенных материалов видно, что в настоящий момент мы имеем уже достаточно веские данные для того, чтобы приписать опенку важную роль в массовом засыхании дубрав. Этот гриб может развиваться сапрофитно, и способность его к паразитизму была выяснена не сразу; а отсюда понятна длительная полемика относительно его роли в лесах. Однако теперь можно считать установленным, что мицелий опенка способен активно проникать в ткань живых корней; описан и механизм его действия на корни растения-хозяина, так что сомневаться во вредности этого гриба для деревьев сейчас уже не приходится.

Массовое заражение лесов *Armillaria mellea* только в известных случаях может привести к их гибели, потому что здесь происходит такая же борьба между паразитом и растением-хозяином, какую мы постоянно наблюдаем в природе при распространении тех или иных болезней растений или животных.

Материалы о засыхании дубрав в Югославии, Германии, Англии и Франции в связи с деятельностью опенка могут быть теперь пополнены и нашими наблюдениями по распространению этого вида и засыханию дубрав в районе лесостепной зоны. На основании опубликованных в литературе данных и наблюдений, проведенных в Воронежском заповеднике, можно обрисовать весь процесс следующим образом.

Дубы, зараженные опенком, сопротивляются этому паразиту до тех пор, пока какие-либо внешние факторы не приведут к ослаблению деревьев. Важнейшим фактором такого рода следует считать массовую инвазию насекомыми. У нас и в Югославии наибольшее значение до сих пор имел непарный шелкопряд, в Англии — моль (*Tortrix viridana*) и другие виды. Развитие насекомых обычно сопровождается вспышкой мучнистой росы. Все это приводит в конце концов к такому ослаблению деревьев, что опенок получает перевес в борьбе и начинается массовая гибель деревьев. Внешний вид засыхающих дубрав не оставляет сомнения в повреждении корневой системы.

Также вредоносно могут повлиять и климатические факторы, изменение водного режима и т. д., но все эти моменты сами по себе не в состоянии привести к гибели дубовые леса, отличающиеся чрезвычайной стойкостью и жизнеспособностью.

Наблюдения Ильинского и Кобозева (1939) и других показывают, что дубы после объедания листвы насекомыми поправляются. Деморлен в своей работе также отметил, что наблюдавшееся после осветления дубовых лесов развитие мучнистой росы не вызывало засыхания деревьев.

Инвазия непарного шелкопряда в Воронежском заповеднике имела место в 1943 г., усыхание же дубов продолжается и в настоящий момент, правда, не с такой интенсивностью, как непосредственно после инвазии.

Нам кажется, что только весьма тенденциозный наблюдатель может приписать это засыхание инвазии насекомых, имевшей место несколько лет тому назад. Отпадает и теория засыхания дуба, связывающая это явление исключительно с климатическими факторами, так как трудно допустить такое длительное их последействие.

Из приведенных выше материалов можно было видеть, что в дубовых полосах, находящихся в той же климатической зоне в степи, засыхания вообще не наблюдалось, нет его и в настоящий момент. В лесах же, сильно инфецированных опенком, засыхание продолжается, что может быть объяснено значительной концентрацией в этих районах заразного начала.

Лич (Leach, 1939) показал, что большое скопление опенка в известных районах создает такую обстановку, что инфецируются даже деревья, вообще стойкие по отношению к этому паразиту.

Обычно сторонники теории засыхания дуба в зависимости от климатических факторов объясняют засыхание деревьев в течение ряда лет после повреждения их «болезненным состоянием». Едва ли нужно говорить, что такое утверждение требует доказательств. Болезнь не может быть беспричинной, и такой причиной, по нашему мнению, является опенок.

Наблюдения Яковлева (1949) показали, что ряд древесных пород после засухи быстро оправляется и дает нормальный прирост, в то время как деятельность камбия у дуба продолжает снижаться.

Если растение не погибает под влиянием мороза или засухи и вредный фактор прекращает свое действие, то дерево обычно поправляется, как это и наблюдается у других древесных пород в тех же насаждениях.

Характер распределения участков с засохшими деревьями в виде отдельных пятен, описанный Яковлевым для Воронежского заповедника, Стратоновичем и Заборовским для Шипова леса, был бы совершенно непонятен, если бы в этом явлении играли роль исключительно метеорологические факторы.

Ведь трудно допустить, что мороз или засуха влияют на отдельные участки без определенной связи их с общим рельефом или гидрологическим режимом, как это описано вышеуказанными исследователями. С другой стороны, очаги инфекции опенком в виде отдельных пятен хорошо известны, и уже имеются разработанные инструкции для определения таких очагов.

Что же касается засыхания лесных массивов в связи с понижением уровня грунтовых вод, то в этом случае начинают сохнуть не одни дубы, но и другие породы, причем дуб высыхает не в первую очередь. По наблюдениям Бородаевского (1909), в Маяцком лесничестве б. Харьковской губ. высыхал ряд древесных пород: липа, ясень, дуб и др. Такие же наблюдения приводит Лагерев по Сталинградской области.

Из сказанного можно заключить, что в настоящий момент дубовые леса, инфецированные опенком, находятся в неустойчивом положении в связи с возможностью ухудшения их состояния или даже гибели при появлении того или иного вредоносного фактора, вследствие ослабления дуба и усиления опенка.

Заканчивая на этом изложение наших наблюдений, необходимо отметить, что если еще возможны какие-либо споры о значении опенка при засыхании дубов, то его роль в разрушении дубовой древесины не вызывает никаких сомнений.

Дереворазрушающие грибы дубрав Воронежского заповедника (общее обследование)

При изучении грибов, вызывающих распад растительных остатков в дубравах, мы придерживались той же системы, что и при изучении этого вопроса в хвойных лесах, т. е. сперва было сделано общее микологическое обследование наиболее характерных типов дубрав, а затем уже проведено детальное описание микофлоры отдельных их типов, с закладкой учетных площадок в наиболее характерных участках. Помимо дуба, в исследованных нами массивах наибольшее значение имеют еще береза и осина как временные породы, появляющиеся сразу после вырубки или гибели дубов, и сосна, образующая часто смешанные с дубом насаждения типа сложных боров. При общем микологическом обследовании дубрав нами собраны были важнейшие паразитные грибы, развивающиеся на живых деревьях, а также сапрофиты, развивающиеся на мертвой древесине. Списки видов грибов, обнаруженных на различных деревьях, приводятся ниже:

Дуб

1. *Armillaria mellea* Vahl.
2. *Daedalea quercina* (L.) Fr.
3. *Fistulina hepatica* (Huds.) Fr.
4. *Fomes fomentarius* (L.) Fr.
5. *Fomes robustus* Karst.
6. *Hymenochaete rubiginosa* (Dicks.) Lev.
7. *Hypholoma sublateritium* (Schaeff.) Fr.
8. *Mycena galericulata* Fr.
9. *Mycena hiemalis* Gillet.
10. *Mycena polygramma* (Bull.) Fr.
11. *Panus stipticus* (Bull.) Fr.
12. *Polyporus adustus* (Willd.) Fr.
13. *Polyporus dryophilus* Berk.
14. *Polyporus sulphureus* (Bull.) Fr.
15. *Polystictus hirsutus* Fr.....
16. *Polystictus versicolor* (L.) Fr.
17. *Schizophyllum commune* Fr.
18. *Stereum frustulosum* Fr.
19. *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers.
20. *Wuilleminia comedens* (Nees.) Mair.

Береза

1. *Armillaria mellea* Vahl.
2. *Coprinus micaceus* Fr.
3. *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat.
4. *Hypholoma fasciculare* (Huds.) Fr.
5. *Fomes fomentarius* (L.) Fr.
6. *Fomes igniarius* forma *sterilis* Bond.
7. *Lenzites betulina* (L.) Fr.
8. *Polyporus adustus* (Willd.) Fr.
9. *Polyporus betulinus* Fr.
10. *Polyporus rutilans* (Pers.) Fr.
11. *Polystictus versicolor* (L.) Fr.

Осина

1. *Armillaria mellea* Vahl.
2. *Collybia velutipes* (Curt.) Fr.
3. *Fomes igniarius* forma *tremulae* Bond.
4. *Pholiota squarrosa* (O. F. Müll.) Fr.
5. *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) Fr.
6. *Pluteus cervinus* (Schaeff.) Fr.
7. *Polyporus adustus* (Willd.) Fr.
8. *Polystictus versicolor* (L.) Fr.
9. *Polystictus vulpinus* Fr.
10. *Psathyrella disseminata* (Pers.) Fr.
11. *Schizophyllum commune* Fr.
12. *Trametes Trogii* (Berk.) Fr.

Сосна

1. *Fomes annosus* Fr.
2. *Fomes pinicola* (Swartz) Fr.
3. *Hypholoma Candolleanum* Fr.
4. *Lentinus squamosus* (Schaeff.) Quél
5. *Omphalia campanella* (Batsch) Fr.
6. *Paxillus atrotomentosus* (Batsch) Fr.
7. *Pleurotus decorus* Fr.
8. *Polyporus amorphus* Fr.
9. *Polystictus abietinus* (Dicks) Fr.
10. *Trametes flavescens* Bres.
11. *Trametes pini* (Thore) Fr.
12. *Tricholoma rutilans* (Schaeff.) Fr.

При изучении микофлоры дуба бросается в глаза обилие видов паразитных грибов на этой породе. Здесь следует отметить в первую очередь *Fomes robustus*.

Зараженность дуба этим видом, по данным Сегрпянского, доходит в Воронежском заповеднике в некоторых районах до 17%, обычно же колеблется в пределах 5%. Далее идут *Polyporus dryophilus* и *Polyporus sulphureus*.

К факультативным паразитам следует отнести в первую очередь *Armillaria mellea* — вид чрезвычайно широко распространенный в лесах Воронежского заповедника и имеющий здесь огромное значение. Реже встречается *Fistulina hepatica* на пнях и на комлевых частях живых деревьев.

Среди сапрофитных форм в первую очередь надо указать на *Daedalea quercina*. Этот вид встречается на большинстве дубовых пней и колод.

Фитопатологами *Daedalea quercina* относится к факультативным паразитам.

В Воронежском заповеднике нам не приходилось встречать на живых деревьях плодоношений *Daedalea*.

Условия перехода этого вида к паразитному образу жизни требуют, очевидно, еще дальнейших более детальных исследований. Частично этот вопрос затронут в разделе, посвященном причинам гибели дуба.

Из сапрофитов, разрушающих древесину дуба, необходимо еще отметить: *Panus stipticus*, *Schizophyllum commune* и виды *Polystictus*.

Все эти грибы вызывают основную фазу распада древесины. Конечная стадия разложения осуществляется грибом *Hymenochaete rubiginosa* и различными шляпочными грибами, главным образом из рода *Mycena*.

Среди важнейших видов, найденных на древесине осины, следует отметить *Fomes igniarius*. В некоторых местах заражение осины этим видом достигает 90%. Затем идут *Armillaria mellea*, *Trametes Trogii*, *Collybia velutipes*, *Pholiota squarrosa*, *Pluteus cervinus* и ряд других видов. Значительно реже встречается *Psathyrella disseminata*.

Флора грибов, развивающихся на березе, довольно разнообразна. Наибольшее значение имеет здесь *Fomes fomentarius*, вид, широко распространенный на березе по всей территории СССР.

Далее следуют *Armillaria mellea*, *Lenzites betulina*, *Polystictus*, *Hypholoma fasciculare* и др.

Интересно отметить, что специфический разрушитель древесины березы *Polyporus betulinus* встречается довольно редко, то же можно сказать и о *Polyporus rutilans*, *Coprinus micaceus* и некоторых других.

Состав грибной флоры, развивающейся на сосне, значительно беднее флоры лиственных пород. Наиболее распространенным здесь является *Polystictus abietinus*, встречающийся на сосновых колодах в различных экологических условиях.

Далее в более влажных местах необходимо отметить *Tricholoma rutilans*. Этот вид иногда распространяется на значительные площади. В более сухих ассоциациях развивается обычный шпальный гриб *Lentinus squamosus*.

Fomes pinicola, широко распространенный в северных лесах, в условиях Воронежской области встречается довольно редко. Также редки *Trametes pini* и *Omphalia campanella*.

На сосновых пнях широкое распространение имеет *Hypholoma Candolleanum*. Этот гриб, как показали наши наблюдения, развивается в течение лета даже в самое засушливое время.

Микофлора различных типов дубовых лесов

Наиболее типичными ассоциациями для дуба являются дубравы крапивная, снытевая и осоковая, представляющие естественный ряд, расположенный по степени увлажнения почвы.

Исследования микофлоры, вызывающей минерализацию растительных остатков в этих дубравах, проводились нами согласно методике, описанной в главе I.

После общего микологического обследования в наиболее характерных участках закладывались учетные площадки. Из наших работ по микофлоре еловых лесов можно было видеть, как меняется видовой состав грибов в течение одного вегетационного периода.

В более сухих условиях дубовых лесов развитие микофлоры ограничивается сравнительно коротким дождливым периодом. Поэтому подробное картирование учетных площадок производилось именно в этот период.

При описании микофлоры дубравы снытевой приводятся результаты двухкратного обследования в конце августа и в октябре. Это позволяет судить о тех изменениях в составе микофлоры, которые наблюдаются в течение периода вегетации.

Дубрава осоковая. Осоковые дубравы относятся к наиболее сухим типам дубовых лесов. Обычно они расположены около водо-

разделов и при понижении рельефа постепенно переходят в снытевые дубравы. Учетная площадка была нами выбрана в спелом дубовом насаждении Воронежского заповедника (возраст 100 лет) в одной из наиболее возвышенных точек всего массива.

Микрорельеф площадки ровный с незначительным понижением в северо-восточной части. Почва светлая, буро-серая, песчаная.

Древостой в основном образован дубом (6) с примесью липы (2), ясеня (1) и клена (1). В подлеске черемуха, бересклет, вяз, липа, клен татарский. Травянистый покров довольно бедный. На площадке были найдены *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosella*, *Stellaria holostea*, *Orobus vernus*, *Pulmonaria officinalis*.

Окружающая площадку дубрава того же типа.

При понижении рельефа, как уже указывалось, осоковая дубрава постепенно сменяется дубравой снытевой.

Подстилка на площадке довольно однообразная, состоит главным образом из дубового опада. На площадке можно выделить две ситуации (рис. 4, табл. 2).

Таблица 2

Анализ ситуаций

Наименование	I ситуация (вес в г)	II ситуация (вес в г)
Листья дуба	10.0	3.1
Листья липы и других пород . .	—	3
Обломки дубовых листьев, крупные	49.5	48.2
Труха из листьев < 2 мм[1]	6.0	7.0
Труха из листьев < 1 мм	9.7	15.2
Жолуди	2.0	3.2
Веточки и палочки	14.5	7.4
Травянистые растения	3.7	3.6

Ситуация I наблюдается в кв. I, II, III, IV, V, где вся подстилка состоит исключительно из дубового опада, ситуация II — в кв. VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII, XIII, XIV, XV, где к дубовому опаду примешиваются в незначительном количестве листья клена, липы и других деревьев.

Из дальнейшего можно будет видеть, что по количеству видов грибов ситуация II (с примесью липы и других деревьев) значительно богаче ситуации I.

Древесный опад на площадке состоит исключительно из дубовых колод и пней. Пни остались главным образом от выборочных рубок, колоды представляют собой неубранные остатки лесосечных работ либо обломки дубовых стволов. Описание опада приводится в табл. 3.

Наиболее распространенным видом, вызывающим разрушение древесины дуба, является *Daedalea quercina* (на №№ 1, 2, 3, 4, 6, 8, 9). Кроме этого основного разрушителя, на колоде № 9 найден еще *Polyporus sulphureus*, на пне № 11 — *Panus stipticus*, на колодах и пнях №№ 4, 10 и 11 — *Hypholoma sublateritium* и *H. fasciculare*. Изредка на колодах и пнях можно найти еще *Marasmius Bulliardii*. Этот вид, однако, существенного значения не имеет, так как встречается рассеянно и в неболь-

[1] Материал пропускался через почвенные сита.

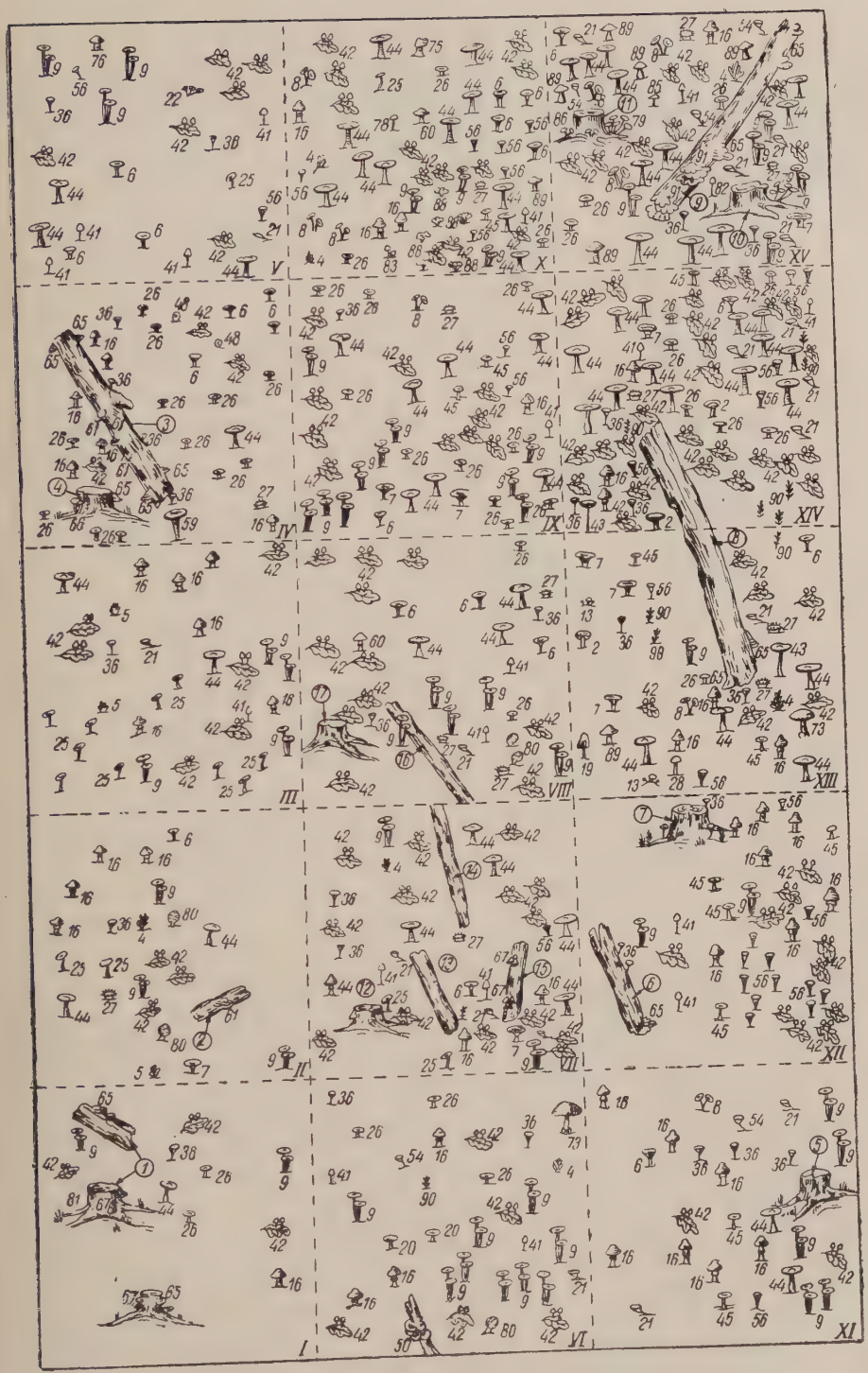


Рис. 4. Учетная площадка (15×25 м) в дубраве осоковой. Начало августа.

Таблица 3

Микофлора древесного отпада на учетной площадке

№№ колод и пней	Описание	Название грибов
1	Пень и обломок, сильно разложился, покрыт мхом	*Daedalea quercina.* *Hymenochaete rubiginosa.* *Merulius serpens.* *Lachnea hemisphaerica.*
2	Колода	*Daedalea quercina.*
3	Колода, кора частично опала, покрыта мхом	*Daedalea quercina.* *Stereum hirsutum.* *Marasmius Bulliardii.*
4	Пень, довольно сильно разложился .	*Hypholoma sublateritium.* *Daedalea quercina.*
5	Пень, сильно разложился	—
6	Колода еще довольно крепкая, кора сохранилась	*Daedalea quercina.* *Marasmius Bulliardii.*
7	Пень, сильно разложился	*Marasmius Bulliardii.*
8	Колода, кора сохранилась	*Daedalea quercina.*
9	Колода, еще довольно крепкая, кора частично опала	*Daedalea quercina.* *Polyporus sulphureus.*
10	Пень, сильно разложился, покрыт мхами	*Hypholoma fasciculare.*
11	Пень	*Hypholoma fasciculare.* *Panus stipticus.*
12	Пень, сильно разложился, покрыт мохом	*Stereum hirsutum.*
13	Колоды, древесина еще крепкая, кора сохранилась	*Hymenochaete rubiginosa.*
14	Колода, еще довольно крепкая . . .	—
15	Пень, совершенно разложился	—

ших количествах. При исследовании микофлоры, вызывающей распад древесины в различных типах дубрав, выяснилось большое разнообразие грибов, осуществляющих этот процесс. К такому же выводу можно прийти и при изучении дубравы осоковой. Основная стадия распада, как видно из таблицы, вызывается *Daedalea quercina*, *Polyporus sulphureus*, *Stereum hirsutum*; конечная стадия приходится на долю *Hymenochaete rubiginosa*, *Mycena polygramma* и *Hypholoma sublateritium*.

На одном и том же пне часто присутствует целый ряд грибов различных видов.

Разнообразие видов и одновременное присутствие нескольких грибов на одной и той же колоде, как мы уже указывали, характерно для лиственных деревьев (то же мы наблюдаем на колодах березы и осины), у хвойных же пород распад осуществляется весьма ограниченным числом видов грибов.

Переходя к микофлоре, развивающейся на подстилке, в первую очередь необходимо отметить значительное разнообразие видов грибов в дубравах (табл. 4, рис. 4).

Среди *Agaricaceae* наибольшее значение имеют: *Collybia dryophila* (кв. I, II, III, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII, XIII, XV), *Cortinarius*

Таблица 4

Микофлора дубравы осоковой

Название гриба	№ гриба на карте	Найден в квадрате	В скольких квадратах
Amanita phalloides Fr.	73	VI, XIII	2
Boletus subtomentosus (L.) Fr.	2	XIII, XIV	2
Clavaria sp.	4	II, VI, VII, X	4
Clavaria sp.	5	II, III	2
Clitocybe candicans (Pers.) Fr.	8	X, XI, XIII, XV	4
Clitocybe infundibuliformis (Schaeff.) Fr.	6	II, IV, V, VII, VIII, IX X, XIII, XIV, XV	10
Clitocybe inversa (Scop.) Fr.	7	II, VII, IX, XIII, XIV, XV	6
Clitocybe odora (Bull.) Fr.	*74	VIII, XV	2
Collybia dryophila (Bull.) Fr.	9	I, II, III, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII, XIII, XV	13
Collybia cirrhata (Bull.) Fr.	13	XIII	1
Coprinus domesticus (Pers.) Fr.	19	XIII	1
Cortinarius hinnuleus (Sov.) Fr.	16	I, II, III, IV, VI, VII, IX, X, XI, XII, XIII, XIV, XV	13
Daedalea quercina (Pers.) Fr.	65	I, IV, XIII, XV	4
Hebeloma crustuliniforme (Bull.) Fr.	20	VI	1
Helotium herbarum Fr.	21	III, V, VI, VII, VIII, XI, XIII, XIV, XV	9
Helotium virgultorum (Vahl.) Karst.	22	V, XIV	2
Helvella lacunosa Afzelius	75	X	1
Hydnum repandum (L.) Fr.	76	V	1
Hygrophorus conicus (Scop.) Fr.	*77	I	1
Hymenochaete rubiginosa (Dicks.) Lev.	67	I, IV, VII	3
Hypholoma Candolleanum (Bull.) Fr.	78	X, XIV	2
Hypholoma fasciculare (Huds.) Fr.	79	XV	1
Hypholoma sublateritium (Schaeff.) Fr.	66	IV	1
Inocybe umbrina Bres.	25	II, III, V, VII, X	5
Inocybe fastigiata (Schaeff.) Fr.	26	I, IV, VI, VIII, IX, X, XIII, XIV, XV	9
Laccaria laccata Berk. et Br.	28	XIII	1
Lachnea hemisphaerica Wigg.	27	II, IV, VII, VIII, IX, X, XIII, XIV, XV	9
Lycoperdon oblongisporum B. et C.	80	II, VI, VIII	3
Marasmius Bulliardii Quel	36	I, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, XI, XII, XIII, XIV, XV	13
Merulius serpens (Tode.) Fr.	81	I	1
Mycena acicula (Schaeff.) Fr.	82	XV	1
Mycena erubescens Vel.	41	III, V, VI, VII, VIII, IX, X, XII, XIV, XV	10
Mycena debilis Fr.	42	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII, XIII, XIV, XV	15
Mycena flavescens Vel.	83	IX, X	2
Mycena hemisphaerica Peck	*84	I	1
Mycena mucor Batsch	*64	VIII	1
Mycena polygramma (Bull.) Fr.	43	XIII, XIV	2
Mycena pura (Pers.) Fr.	44	I, II, III, IV, V, VII, VIII, IX, X, XI, XIII, XIV, XV	13
Mycena stylobates (Pers.) Fr.	45	IX, X, XI, XII, XIII, XIV	6

Таблица 4 (*продолжение*)

Название гриба	№ гриба на карте	Найден в квадрате	В скольких квадратах
Naucoria pannosa Fr.	85	XV	1
Otidea grandis Rehm.	48	IV	1
Panus stipticus (Bull.) Fr.	86	XV	1
Polyporus sulphureus (Bull.) Fr.	91	XV	1
Polystictus versicolor (L.) Fr.	50	VI	1
Russula sp.	87	X, XI	2
Rustroemia firma Karst	54	VI, XI, XV	3
Sclerotinia pseudotuberosa Rehm.	56	V, VII, IX, X, XI, XII, XIII, XIV, XV	9
Stereum hirsutum (Willd.) Pers.	61	II, IV, VII	3
Telephora anthocephala (Bull.) Fr.	88	X	1
Tricholoma album (Schaeff.) Fr.	60	VIII, X	2
Tricholoma grammopodium (Bull.) Fr.	59	IV	1
Tricholoma sulphureum (Bull.) Fr.	89	X, XII, XIII, XV	4
Typhula variabilis Ries.	90	VI, VII, XIII, XIV	4

hinnuleus (кв. I, II, III, IV, VI, VII, IX, X, XI, XII, XIII, XIV, XV), ряд видов *Inocybe*, в особенности *Inocybe fastigiata* (кв. I, IV, VI, VIII, IX, X, XIII, XIV, XV), и *Mycena pura* (кв. I, II, III, IV, V, VII, VIII, IX, X, XI, XIII, XIV, XV). Весьма распространены также представители рода *Clitocybe*, в особенности *Clitocybe infundibuliformis* (кв. II, IV, V, VII, VIII, IX, X, XI, XIII, XV) и *Clitocybe candicans* (кв. X, XI, XIII, XV).

Из крупных форм, встречающихся реже, надо отметить *Amanita phalloides* (кв. VI, XIII), *Coprinus domesticus* (кв. XIII) и др. На площадке присутствует также ряд видов грибов, встречающихся в дубравах осоковых только изредка, как, например, *Hygrophorus conicus* (кв. I), *Tricholoma grammopodium* (кв. IV), *Clitocybe odora* (кв. VIII, XV), *Tricholoma album* (кв. VIII, X). Здесь необходимо вообще подчеркнуть, что, кроме широко распространенных видов грибов, в дубравах можно встретить ряд форм, встречающихся рассеянно, как, например, *Boletus edulis* (белый гриб), встречающийся иногда в осоковых дубравах на весьма значительных площадях, реже попадаются *Boletus luridus* (синяк), некоторые виды *Cortinarius* и т. д. (на учетных площадках отсутствовали). Из видов *Boletus* в дубравах наиболее распространен *Boletus subtomentosus* (кв. XIII, XIV). Этот вид встречается в наиболее влажных типах дубовых лесов, но попадается и в осоковых дубравах.

Необходимо отметить повсеместное заражение гриба *Boletus subtomentosus* паразитом *Sepedonium chrysospermum*.

Кроме перечисленных сравнительно крупных грибов, в дубравах, в том числе и осоковой, встречается в большом количестве опенок (*Armillaria mellea*).

На учетной площадке гриб не отмечен, так как обследование было произведено еще до начала массового плодоношения этого гриба.

Из мелких видов семейства пластинчатых грибов можно отметить *Mycena debilis* (по всей площади), *Mycena erubescens* (кв. III, V, VI, VII, VIII, IX, X, XII, XIV, XV), несколько реже *Mycena stylobates*, *Mycena flavescens* и *Mycena mucor*.

Интересной особенностью дубовых лесов можно считать также постоянное присутствие различных сумчатых грибов, из которых

наибольшее распространение имеют *Helotium herbarum* (кв. III, V, VI, VII, VIII, XI, XII, XIII, XIV, XV) на листьях, *Helotium virgultorum* (кв. V, XIV) и *Sclerotinia pseudotuberosa* (кв. V, VII, IX, X, XI, XII, XIII, XIV, XV) на жолудях; последний вид встречается в очень больших количествах и, вероятно, существенно влияет на прорастание жолудей дуба. На разлагающихся растительных остатках постоянно попадается также *Lachnea hemisphaerica* (кв. II, IV, VII, VIII, IX, X, XIII, XIV, XV), реже в дубравах осоковых можно найти *Otidea grandis* (кв. 4) и некоторые другие виды.

Наиболее специфичными для дубовых лесов можно считать некоторые ввиы *Inocybe* и паутинников (*Cortinarius hinnuleus*), *Amanita phalloides*, *Mycena erubescens*, из сумчатых в особенности *Helotium virgultorum* и *Sclerotinia pseudotuberosa* на жолудях.

В условиях дубрав лесостепной зоны перечисленные виды довольно специфичны и не встречаются в березовых и тем более хвойных лесах, но многие из них приводятся для западноевропейских буковых лесов. Помимо таких в известной мере специализированных форм, в осоковых дубравах встречается еще много широко распространенных, если можно так выразиться — «космополитических» видов, как, например, *Mycena pura*, *Clitocybe infundibuliformis*, *Laccaria laccata* и др., развивающихся в больших количествах не только в лиственных, но и в смешанных лесах.

Дубрава снытевая. Учетная площадка в снытевой дубраве была разбита в районе спелого дубового насаждения (возраст 100 лет) на пологом склоне. Мезо- и микрорельеф площадки совершенно ровный.

Почва темная, буро-серая, слабо оподзоленная песчаная, подстилаемая суглинком.

Древостой: I ярус — дуб *Quercus robur*; II ярус — клен *Acer campestre*, *Acer platanoides*, вяз *Ulmus scabra*.

Подлесок: клен *Acer platanoides*, *Acer campestre*, орешник *Corylus avellana*, липа *Tilia cordata*.

Травянистый покров довольно беден, местами совсем отсутствует. Здесь встречаются: 1) сныть *Aegopodium podagraria*, 2) копытень *Asarum europaeum*, 3) медуница *Pulmonaria obscura*, 4) звездчатка *Stellaria holostea*, 5) яснотка *Lamium maculatum*, 6) будра *Glechoma hederacea*.

Подстилка состоит главным образом из дубового опада с небольшой примесью к нему листьев клена, вяза и других пород.

На учетной площадке установлены две ситуации: в ситуации I основную массу опада составляют листья дуба, в ситуации II (кв. V, VI, IX, X) превалирует кленовый опад. Анализ ситуаций приводится в табл. 5.

Таблица 5

Анализ ситуаций

Элементы подстилок	I ситуация (вес в г)	II ситуация (вес в г)
Листья дуба	12.0	15.8
Крупные обломки листьев дуба	18.5	—
Мелкие обломки листьев	46.0	26.2
Листья вяза	12.5	—
» клена	—	21.9
Плотно слежавшиеся листья разных пород	—	34.0
Пылеобразные органические частицы	6.5	4.5
Веточки	9.5	7.5

Распределение и состав микофлоры на древесном отпаде представлены в табл. 6 и на рис. 5 и 6.

Из таблицы можно видеть, что большинство пней является результатом выборочной рубки дубов, но имеются также пни и колоды, которые образовались вследствие развития паразитных грибов. Сюда относятся выворот № 3, получившийся вследствие подгнивания корней дуба, и колода № 6, являющаяся результатом поломки дуба, зараженного *Fomes robustus*.

Таблица 6

Микофлора древесного отпада на учетной площадке

№№ колод и пней	Описание	Грибы
1	Пень (поломка вследствие развития *Fomes robustus* Karst.) . . .	*Armillaria mellea.*
2	Пень	*Mycena polygramma.* *Daedalea quercina.*
3	Выворот	*Daedalea quercina.*
4	Обломок, выворот	*Daedalea quercina.*
4 А	Пенек от выворота № 4	*Armillaria mellea.*
7 а, б, с	Зеленое дерево с пнем у основания	*Daedalea quercina.* *Armillaria mellea.* *Mycena polygramma.*
7	Пень	*Daedalea quercina.* *Armillaria mellea.* *Hypholoma sublateritium.*
6	Колода (вершина дерева от пня № 1)	*Daedalea quercina.* *Armillaria mellea.* *Stereum hirsutum.* *Mycena epipterigia.* *Fomes robustus.*
8	Обрубок оставлен после валки дерева	*Stereum hirsutum.*
10	Пень	*Daedalea quercina.*
9	Выворот, корни подгнили у основания	*Armillaria mellea.*

Микофлора, обусловливающая распад дубовой древесины, весьма разнообразна.

Наибольшее значение здесь имеет *Daedalea quercina*, затем опенок *Armillaria mellea*, *Hypholoma sublateritium* и некоторые другие виды. Интересно обратить внимание на разнообразие видов грибов, развивающихся на одной и той же колоде (№ 6). Поломка дерева произошла здесь благодаря развитию паразитного гриба *Fomes robustus*.

На колоде развилась весьма разнообразная флора грибов, нами были найдены: *Daedalea quercina* (кв. V, X), *Armillaria mellea* (кв. VI, X), *Stereum hirsutum* (кв. V, VI, XIV), *Fomes robustus* (кв. X).

Из этого перечня можно видеть, сколь энергичная борьба за субстрат начинается немедленно после гибели дерева.

Мы уже указали, что распад дубовой древесины, так же как и древесины других лиственных пород, осуществляется целым комплексом грибов. В этом отношении имеется существенная разница между листвен-

ными и хвойными породами, разложение древесины которых осуществляется обычно небольшим количеством видов. Кроме колоды № 6, инте-

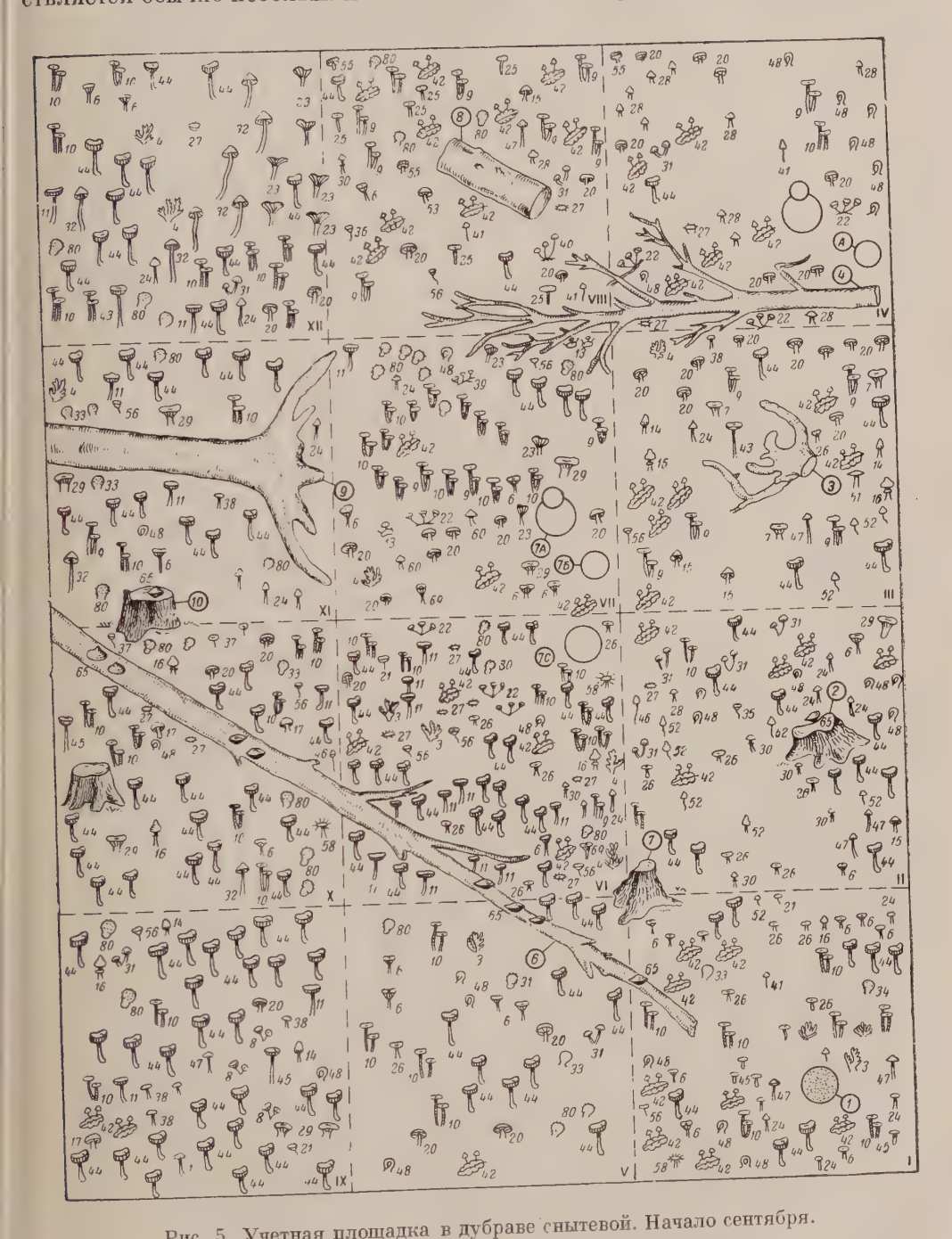


Рис. 5. Учетная площадка в дубраве снытевой. Начало сентября.

ресно обратить внимание еще на выворот № 9. Как известно, дуб совершенно не подвержен ветровалу и хорошо сопротивляется даже значитель-

ным бурям благодаря своей мощной корневой системе, но при поражении корней опенком картина меняется: дубы с подгнившей корневой системой легко вываливаются. В районах высыхания дуба, обследованных

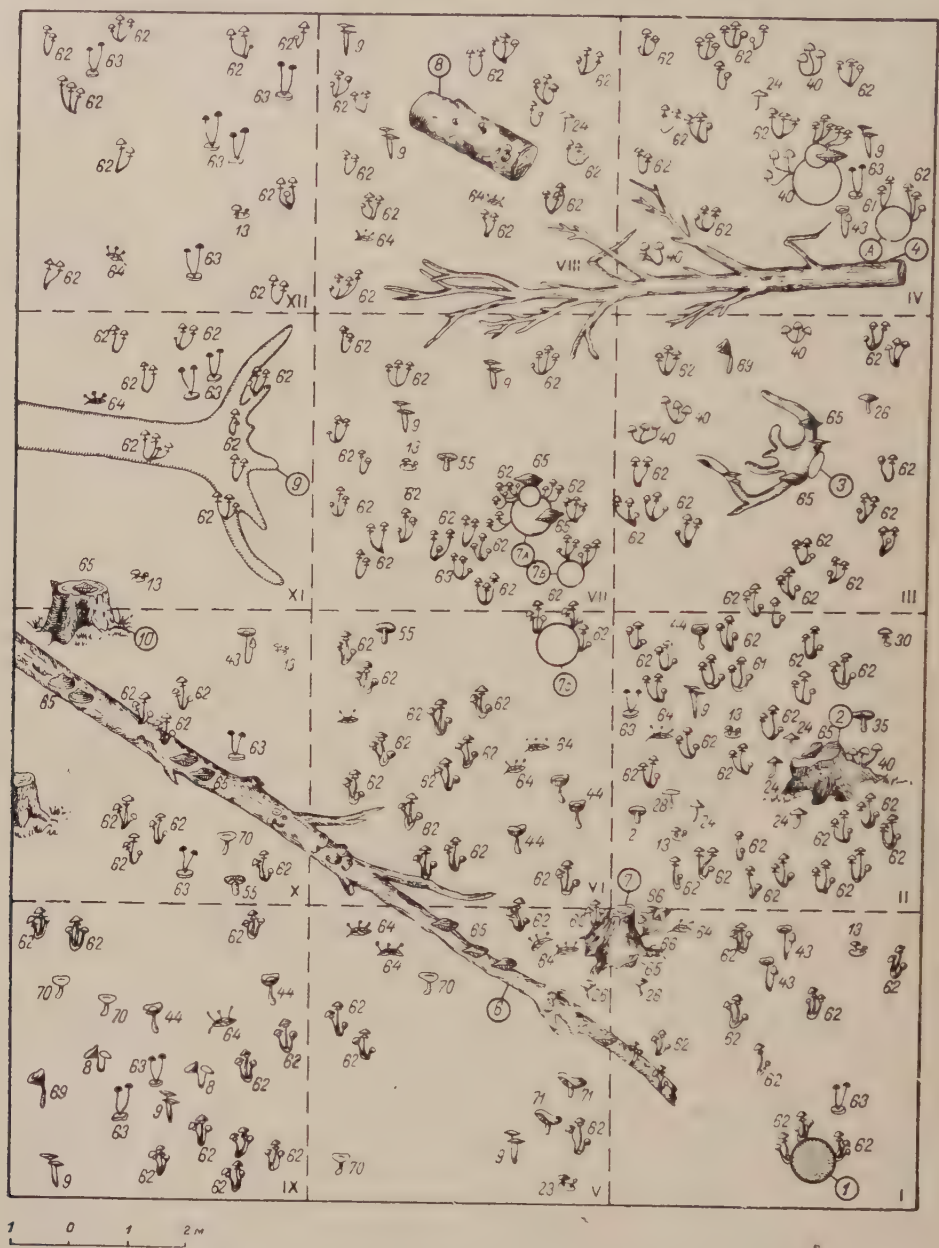


Рис. 6. Учетная площадка в дубраве снытевой. Начало октября.

нами, это явление приобретает массовый характер. На корневых лапах выворота № 9 при осеннем обследовании можно было обнаружить скопление плодовых тел опенка. Очевидно, в данном случае выворот объясняется поражением корней этим грибом.

Таблица 7

Микофлора дубравы снытевой

Название гриба	№ гриба на карте	Найден в квадрате	В скольких квадратах
Amanitopsis vaginata (Bull.) Fr.	1	IX	1
Boletus subtomentosus (L.) Fr.	*2	I, V, VI	3
Clavaria cinerea (Bull.) Fr.	3	I, V, VI	3
Clavaria sp.	4	III, VI, VII, XI, XII	5
Clavaria sp.	5	I	1
Clitocybe infundibuliformis (Schaeff.) Fr.	6	I, II, V, VI, VII, VIII, X, XI, XII	9
Clitocybe inversa (Scop.) Fr.	7	III	1
Clitocybe candicans (Pers.) Fr.	8	IX	1
Collybia asema Fr.	9	III, IV, VII, VIII, XI	5
Collybia confluens (Pers.) Fr.	10	I, II, IV, V, VI, VII, IX, X, XI, XII	10
Collybia dryophila (Bull.) Fr.	11	VI, VII, VIII, X, XI, XII	6
Collybia longipes (Bull.) Fr.	32	X, XI, XII	3
Collybia cirrhata (Bull.) Fr.	13	VII	1
Coprinus domesticus (Pers.) Fr.	14	III, IX	2
Cortinarius hinnuleus (Sov.) Fr.	16	I, VI, VIII, IX, X	5
Cortinarius infractus (Pers.) Fr.	17	IX, X	2
Crepidotus pubescens Bres.	*18	I	1
Hebeloma crustuliniforme (Bull.) Fr.	20	III, IV, V, VI, VII, VIII, X, XII	8
Helotium herbarum Fr.	21	I, VI, IX	3
Helotium virgultorum (Vahl.) Karst.	22	IV, VI, VII	3
Hygrophorus olivaceo-albus Fr.	23	VII, XII	2
Inocybe geophylla (Sov.) Fr.	15 и 24	I, II, III, VI, VII, VIII, XI, XII	8
Inocybe umbrina Bres.	25	VIII	1
Inocybe fastigiata (Schaeff.) Fr.	26	I, II, III, V, VI	5
Laccaria laccata Berk. et. Br.	28	II, IV, VIII	3
Lachnea hemisphaerica Wigg.	27	I, II, IV, VI, VIII, X, XII	7
Lactarius volemus Fr.	29	II, VII, IX, X, XI	5
Lepiota cristata (Alb. et Schv.) Fr.	30	II, VI, VIII	3
Leptonia sp.	31	II, IV, V, VIII, IX, XII	6
Lycoperdon echinatum Pers.	34	I, V	2
Lycoperdon gemmatum Batsch	80	V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII	8
Lycoperdon umbrinum Pers.	33	I, V, X, XI	4
Macropodia macropus Pers.	35	II	1
Marasmius Bulliardii Quél.	36	VIII	1
Marasmius epiphyllus Fr.	37	X, XI	2
Marasmius erythropus Pers.	38	III, IX, XI	3
Marasmius ramealis Bull. Fr.	39	VII	1
Mycena galericulata Fr. ex. Scop	40	VIII	1
Mycena erubescens Vel.	41	I, IV, VIII	3
Mycena debilis Fr.	42	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX	9
Mycena polygramma (Bull.) Fr.	43	III, IX, X, XII	4
Mycena pura (Pers.) Fr.	44	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII	12
Mycena stylobates (Pers.) Fr.	45	I	1
Mycena vitilis Fr.	46	II, X	2
Mycena vitrea Fr.	47	I, II, III, VIII, IX	5
Otidea grandis Rehm.	48	I, II, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI	10
Paxillus involutus (Batsch) Fr.	49	III	1
Polystictus versicolor (L.) Fr.	*50	I	1

Таблица 7 (*продолжение*)

Название гриба	№ гриба на карте	Найден в квадрате	В скольких квадратах
Pluteus cervinus (Schaeff.) Fr. .	51	XI	1
Rhodophyllus rhodopolius (Fr). Quél.	19	VI	1
Rhodophyllus xylophillus Lange	52	I, II, III	3
Russula xerampelina (Schaeff.) Fr.	53	VIII	1
Rutstroemia firma Karst.	*54	VI	1
Sepedonium chrisospermum Fr. .	55	IV, VIII	2
Sclerotinia pseudotuberosa Rehm	56	I, III, VI, VII, VIII, IX, X, XI	8
Spinellus fusiger Van-Thiegh. . .	58	I, V, VI, X	4
Stereum hirsutum (Willd.) Pers. .	61	VI	1
Tricholoma album (Schaeff.) Fr. .	60	VII	1
Tricholoma grammopodium (Bull.) Fr.	69	IV	1

Вопрос о роли грибов в засыхании дубов уже был затронут выше, поэтому мы здесь не останавливаемся на нем и переходим к описанию микофлоры подстилки.

В табл. 7 и на рис. 5 приведены материалы, характеризующие состав микофлоры, развивающейся в дубравах снытевых. Из крупных *Agaricaceae* здесь были найдены *Collybia dryophila* (кв. VI, VII, VIII, X, XI, XII), *Collybia asema* (кв. III, IV, VII, VIII, XI), *Collybia longipes* (кв. X, XI, XII), *Hebeloma crustuliniforme* (кв. III, IV, V, VI, VII, VIII, X, XII) и ряд видов *Inocybe*, в особенности *Inocybe fastigiata* (кв. I, II, III, V, VI) и *Inocybe geophylla* (кв. I, II, III, VI, VII, VIII, XI, XII). Из рода *Cortinarius* найдены *Cortinarius hinnuleus* (кв. I, VI, VIII, IX, X) и *Cortinarius infractus* (кв. IX, X).

Последние 2 вида отсутствуют в осоковых дубравах, нет там также и *Lactarius volemus*, найденного в снытевой дубраве в 5 квадратах (II, VII, IX, X, XI). Общими для обоих типов являются виды *Clitocybe*, а именно: *Cl. infundibuliformis* (кв. I, II, V, VI, VII, VIII, X, XI, XII) и *Cl. inversa* (кв. III). Кроме того, следует еще отметить появление *Rodophyllus xilophillus* (кв. I, II, III). Этот вид, приспособленный к более влажным условиям, совершенно не встречается в дубравах осоковых, в небольших количествах появляется в дубравах снытевых и чрезвычайно изобилен, как будет видно из дальнейшего, во влажных дубравах крапивных. Из представителей рода *Mycena* на площадке в большом количестве встречались *Mycena pura* (по всей площади) и *Mycena debilis* (кв. I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX).

Значительно реже встречалась *Mycena stylobates* (кв. I), *Mycena vitrea* (кв. I, II, III, VIII, IX), *Mycena vitilis* (кв. II, X). Среди мелких форм на подстилке найден еще ряд видов *Marasmius*, а именно *Marasmius epiphyllus* (кв. X, XI), *Marasmius erythropus* (кв. III, IX, XI), *Marasmius ramaealis* (кв. VII) и *Marasmius Bulliardii* (кв. VIII).

Характерной особенностью снытевых дубрав является также изобилие видов *Lycoperdon*: здесь найдены *Lycoperdon echinatum* (кв. I, V), *Lycoperdon gemmatum* (кв. V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII) и *Lycoperdon umbrinum* (кв. I, V, X, XI). Из сумчатых грибов найдены те же виды, что и в дубраве осоковой, а именно: *Helotium herbarum* (кв. I, VI, IX) и *Helotium virgultorum* (кв. IV, VI, VII), *Sclerotinia pseudotuberosa* (кв. I, III, VI,

VII, VIII, IX, X, XI) и *Otidea grandis* (кв. I, II, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI).

Особенно обильно развит последний вид. Как можно видеть из приложенной карты, мицелий этого гриба был найден в ряде квадратов. В дубравах осоковых *Otidea grandis* встречается только изредка. Весьма характерной особенностью снытевых дубрав можно также считать изобилие паразитных грибов, развивающихся на базидиомицетах. Здесь были найдены *Sepedonium chrysospermum* (кв. IV, VIII) и *Collybia cirrhata* (кв. VII) на *Boletus subtomentosus*, *Spinellus fusiger* (кв. I, V, VI, X) на *Collybia dryophila*.

Из числа более редких грибов следует отметить *Amanitopsis vaginata* (кв. IX), *Coprinus domesticus* (кв. III, IX), *Hygrophorus olivaceoalbumus* (кв. VII, XII).

Второе обследование дубравы снытевой было произведено поздней осенью во время листопада, в октябре (табл. 8 и рис. 6).

Характер микофлоры в это время заметно изменился. Большинство видов грибов, найденных в начале осени, уже исчезло. Вместо 59 видов, найденных в сентябре, в конце октября было обнаружено только 26.

Многие формы, встречавшиеся ранее в массовых количествах, к концу периода вегетации встречались только изредка: *Collybia dryo-*

Таблица 8

Микофлора дубравы снытевой (второе обследование)

Название гриба	№ гриба на карте	Найден в квадрате	В скольких квадратах
Armillaria mellea Wahl	62	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII	12
Boletus subtomentosus (L.) Fr.	2	II, VI	2
Clitocybe candicans (Pers.) Fr.	8	IX	1
Clitocybe cerrusata Fr.	71	V	1
Collybia dryophila (Bull.) Fr.	9	II, IV, V, VII, VIII, IX	6
Collybia cirrhata (Bull.) Fr.	13	I, II, V, VII, X, XI, XII	7
Daedalea quercina (L.) Pers.	65	I, II, III, IV, V, VII, X	7
Fomes robustus Karst.	*72	X	1
Hymenochaete rubiginosa (Dicks.) Lev.	*67	II, III	2
Hygrophorus Sp.	70	V, IX, X	3
Hypholoma sublateritium (Schaeff.) Fr.	66	I	1
Inocybe geophylla (Sov.) Fr.	24	II, IV, VIII	3
Inocybe fastigiata (Schaeff.) Fr.	26	I, III, V	3
Laccaria laccata (Scop.) Berk. et Br.	28	II	1
Lactarius quietus Fr.	69	III, IX	1
Lepiota cristata (Alb. et Schw.) Fr.	30	II	1
Mycena galericulata Fr. ex Scop.	40	II, III, IV	3
Mycena erubescens Vel.	41	III	1
Mycena mucor Batsch	64	I, II, V, VI, VIII, IX, XI, XII	8
Mycena polygramma (Bull.) Fr.	43	I, IV, X	3
Mycena pura (Pers.) Fr.	44	II, V, VI, IX	4
Mycena speirea Fr.	63	I, II, IV, IX, X, XI, XII	7
Russula foetens (Pers.) Fr.	*68	III	1
Russula xerampelina (Schaeff.) Fr.	53	III, IV	2
Sepedonium chrysospermum Fr.	55	II, VI, VII, X	4
Stereum hirsutum (Willd.) Pers.	—	V, VI, VIII, X	4

phila найдена в шести квадратах, *Inocybe geophylla* в трех, *Mycena pura* в четырех, *Hypholoma sublateritium* в одном.

Большинство видов *Mycena*, *Hebeloma*, *Clitocybe*, *Cortinarius* и много других совершенно исчезли, зато в массовых количествах по всей площади появилась *Armillaria mellea*, а под рыхлым верхним слоем подстилки — отдельные гнезда *Mycena mucor*.

Массовое развитие опенка на учетной площадке показывает, что при распаде корней, пней и колод дуба гриб играет очень большую роль, в этом отношении учетная площадка, описанная выше, представляет большой интерес.

Высыхания дуба в таком масштабе, как это описано для дубравы крапивной, здесь еще не наблюдается, но суховершинные деревья встречаются довольно часто, а выворот (колода 9) показывает, что корневая система деревьев сильно поражена. Такие выворотыи нами были встречены неоднократно по всему кварталу.

Дубрава крапивная. Учетная площадка была разбита в участке спелого дубового насаждения (возраст около 100 лет).

Микрорельеф площадки довольно ровный, мезорельеф слегка волнистый с небольшим уклоном в сторону лесного ручья.

Древостой: 1-й ярус — дуб *Quercus robur*; 2-й ярус — клен *Acer campestre*, *Acer platonoides*, липа *Tilia cordata*, вяз *Ulmus laevis*.

Подлесок: черемуха *Padus racemosus*, бересклет *Evonymus europaeus*, орешник *Corylus avellana*.

Травянистый покров: крапива *Urtica dioica*, чина *Lathyrus vernus*, купена *Polygonatum multiflorum*, копытень *Asarum europaeum*, медуница *Pulmonaria obscura*, звездчатка *Stellaria holostea*, гравилат *Geum urbanum*, яснотка *Lamium maculatum*, будра *Glechoma hederacea*.

Подстилка носит довольно однородный характер.

Анализ подстилки приведен в табл. 9.

Таблица 9

Анализ ситуаций

Элементы подстилки	I ситуация (вес в г)	II ситуация (вес в г)
Листья дуба цельные	27.5	18.9
» » обломки	23.8	47.7
» вяза и других лиственных пород	0.8	—
Кора	16.5	5.7
Веточки	14.5	9.2
Летучки клена	0.2	—
Жолуди	3.7	3.2
Стебли травяных растений	—	3.0
Мелкие органические бесформенные остатки	44.9	9.5

В общем можно отметить две ситуации:

Ситуация I занимает большую часть площадки, в подстилке здесь доминирует дубовый опад. Из данных анализа можно видеть, что основная масса всей подстилки приходится на долю листьев дуба.

Ситуация II располагается в окне (кв. X, XI, XV); помимо дубового опада здесь присутствуют стебли травянистых растений, главным образом крапивы.

На площадке имеется дубовая колода и целый ряд дубовых пней. Описание микофлоры колод и пней приводится в табл. 10.

Таблица 10

Микофлора древесного опада на учебной площадке

№№ колод и пней	Описание	Название грибов
1	Пень после выборочной рубки	*Daedalea quercina.* *Armillaria mellea.*
2	Колода, выворот	*Pleurotus ostreatus.* *Armillaria mellea.* *Polystictus versicolor.*
3	Обломок ветви	*Armillaria mellea.*
6	Пень после выборочной рубки	*Mycena polygramma.* *Hypholoma sublateritium.* *Daedalea quercina.*
7	То же	*Armillaria mellea.*
8	То же	*Armillaria mellea.* *Polystictus versicolor.*
9	Чурбан, не убран после валки дуба	*Panus stipticus.*
10	Пень после выборочной рубки	*Daedalea quercina.* *Armillaria mellea.* *Mycena polygramma.* *Fistulina hepatica.*
11	Чурбан, не убран после валки	*Armillaria mellea.*
12	Высохшее на корню дерево	*Daedalea quercina.*
14	Пень после выборочной рубки	*Fistulina hepatica.* *Mycena polygramma.* *Armillaria mellea.*
15	Живое дерево с пнем у основания	*Daedalea quercina.* *Armillaria mellea.*

Весь опад на площадке приходится на долю дуба. Пни на площадке образовались в результате выборочной рубки, проведенной в этом квартале, но кроме того на учетной площадке находились еще два сухостойных дуба и лежащая колода, образовавшаяся в результате выворота засохшего дерева.

Как видно из табл. 10, флора грибов, осуществляющих распад древесины дуба в условиях дубравы крапивной, весьма разнообразна. Основным видом здесь является опенок *Armillaria mellea*, массами заселяющий пни и колоды; кроме опенка на учетной площадке, можно обнаружить ряд других видов, принимающих участие в минерализации дубовой древесины: на пне № 1 обнаружена еще *Daedalea quercina*, на пне № 10 — *Mycena polygramma*, *Daedalea quercina*, *Fistulina hepatica*, на пне № 8 — *Panus stipticus*, *Polystictus versicolor*.

Характер микофлоры подстилки и распространение этой микофлоры на площадке можно видеть на рис. 7 и в табл. 11.

Обращает на себя внимание разнообразие и обилие грибов, развивающихся на подстилке.

Наиболее распространенным видом является *Armillaria mellea*, встречающаяся во всех квадратах. Большое значение опенка как корневого паразита было уже отмечено выше.

Далее идет *Boletus subtomentosus*.

Этот вид, развивающийся на подстилке, связан, по всей вероятности, с дубом как микоризная форма. Интересно отметить массовое заражение *Boletus subtomentosus* паразитным грибом *Sepedonium chrysospermum*.

Из таблицы видно, что грибы, зараженные этим паразитом, найдены в 13 квадратах, в то время как незараженные карпофоры обнаружены только в 2 квадратах (кв. II и VI).

Развитие этого паразитного гриба наблюдается по всей территории обследованных нами лесных массивов.

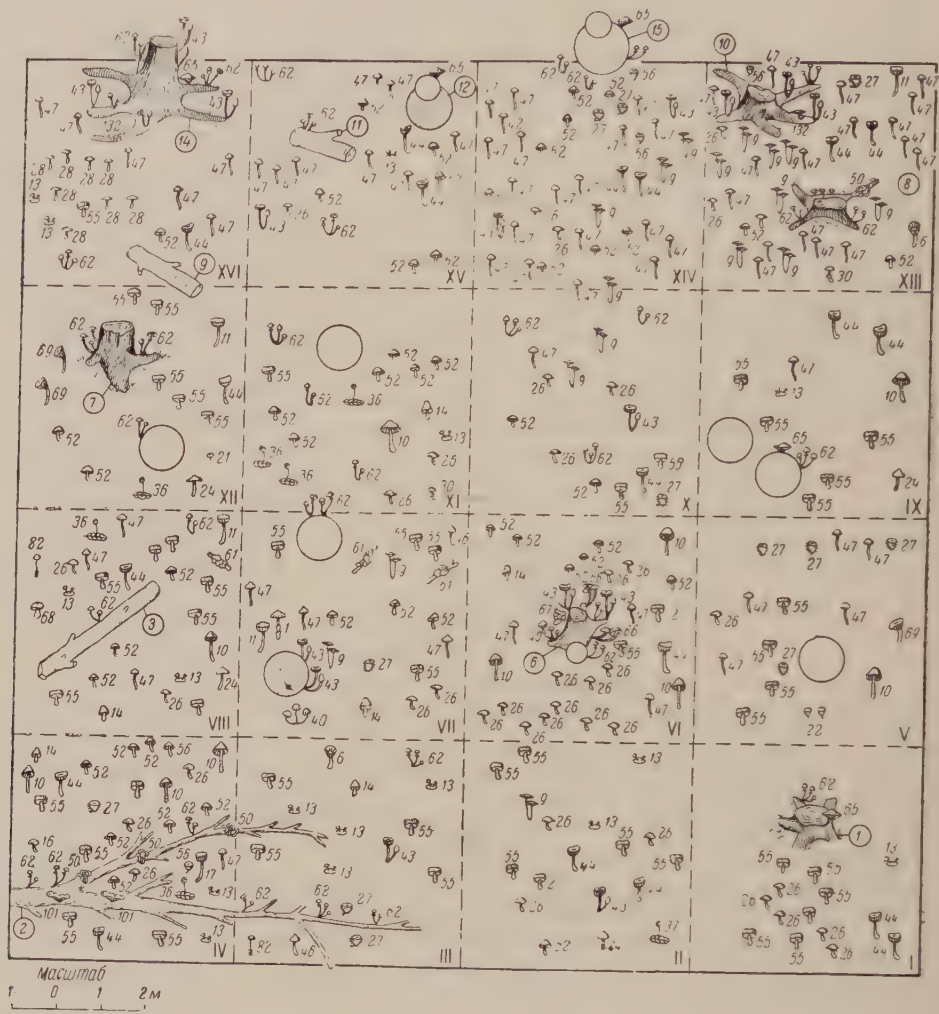


Рис. 7. Учетная площадка в дубраве крапивной. Начало сентября.

Широкое распространение *Sepedonium chrysospermum* отмечено и для большинства лесов Западной Европы.

В разложении подстилки большое значение имеют виды *Inocybe*, в особенности *Inocybe fastigiata*, найденная в 12 квадратах; затем ряд видов *Mycena*, особенно Mycena vitrea, найденная в 11 квадратах, и *Mycena pura*, найденная в 9 квадратах.

Если *Mycena vitrea* представляет собой специфическую форму, характерную для дубрав, то *Mycena pura* относится к формам, встречающимся в самых разнообразных лесных ассоциациях (березовые леса, сложные ельники и боры и т. д.).

Таблица 11

Микофлора дубравы крапивной

Название гриба	№ гриба на карте	Найден в квадрате	В скольких квадратах
Amanitopsis vaginata (Bull.) Fr.	1	VII	1
Armillaria mellea Vahl	62	I, III, IV, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII, XIII, XIV, XV, XVI	14
Boletus subtomentosus (L.) Fr.	2	II, VI	2
Collybia confluens (Pers.) Fr.	10	IV, V, VI, VIII, IX, XI	6
Collybia asema Fr.	9	II, VII, X, XIII, XIV	5
Collybia dryophila (Bull.) Fr.	11	IV, VII, VIII, XII, XIII	5
Collybia cirrhata (Bull.) Fr.	13	I, II, III, IV, VIII, IX, XI, XV, XVI	9
Coprinus domesticus (Pers.) Fr.	14	III, IV, VI, VII, VIII, XI	6
Clitocybe infundibuliformis (Schaeff.) Fr.	6	III, XIII	2
Crepidotus pubescens Bres.	18	XIII	1
Daedalea quercina (L.) Fr.	65	I, IX, XIV, XV, XVI	5
Inocybe geophylla (Sow.) Fr.	24	II, VIII, IX, XII	4
Inocybe fastigiata (Schaeff.) Fr.	26	I, II, IV, V, VI, VII, VIII, X, XI, XIII, XIV, XV	12
Helotium herbarum Fr.	*21	II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII, XIII, XIV, XV, XVI	15
Helotium virgultorum (Vahl) Karst.	22	V	1
Hymenochaete rubiginosa (Dicks.) Lev.	67	VI	1
Hypholoma sublateritium (Schaeff.) Fr.	66	VI	1
Pleurotus ostreatus (Jacq.) Fr.	101	IV	1
Polystictus versicolor (L.) Fr.	50	IV, XIII	2
Fistulina hepatica (Huds.) Fr.	132	XIII, XVI	2
Laccaria laccata (Scop.) Berk. et Br.	28	XVI	1
Lactarius quietus Fr.	69	V, XII	2
Lachnea hemisphaerica Wigg.	27	III, IV, V, VII, X, XIII, XIV	7
Lepiota cristata (Alb. et Schw.) Fr.	30	XI, XIII	2
Marasmius Bulliardii Quél	36	II, IV, VIII, XI, XII	5
Mycena vitilis Fr.	46	III, VII	2
Mycena acicula Schaeff.	82	III, VIII	2
Mycena galericulata Fr. ex Scop.	40	VI, VII	2
Mycena polygramma (Bull.) Fr.	43	II, III, VI, VII, X, XIII, XIV, XV, XVI	9
Mycena pura Quél.	44	I, II, IV, VI, VIII, IX, X, XII, XIII, XIV, XV, XVI	12
Mycena vitrea Fr.	47	IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XIII, XIV, XV, XVI	11
Rhodophyllus xylophillus Lange	52	II, IV, VI, VII, VIII, X, XI, XII, XIII, XIV, XV, XVI	12
Russula foetens (Pers.) Fr.	68	VIII	1
Sclerotinia pseudotuberosa Rehm	56	IV, XIII, XIV	3
Sepedonium chrysospermum Fr. на *Boletus subtomentosus*	55	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII, XVI	13
Stereum hirsutum Pers.	61	VII, VIII	2

Чрезвычайно широко распространен в дубравах крапивных также *Rhodophyllus xylophillus*, найденный нами на учетной площадке в 12 квадратах в большом количестве; в более сухих типах дубрав этот вид встречается реже.

Все перечисленные нами грибы не образуют крупных плодоношений, но благодаря массовому развитию играют, очевидно, большую роль в минерализации лиственных подстилок.

Из специфических форм, связанных с определенным типом субстрата, следует еще отметить *Collybia cirrhata*, паразитирующую на шляпных грибах (найден в 8 квадратах), и сумчатые грибы — *Sclerotinia pseudotuberosa*, *Helotium virgultorum* — на жолудях. Массовое развитие этих грибов несомненно существенно отражается на лесовозобновлении, так как значительное количество желудей, найденных нами в подстилке, оказалось зараженным грибами и неспособным к дальнейшему развитию.

В заключение необходимо еще упомянуть о *Laccaria laccata* и *Coprinus domesticus*, встречающихся довольно часто в дубравах. Обычно виды *Coprinus* растут на навозе, но в данном случае мы имеем форму *Coprinus*, типичную для подстилки и не имеющую непосредственной связи с экскрементами животных. *Laccaria laccata* чрезвычайно широко распространена в самых разнообразных экологических условиях. В дубравах этот вид встречается не очень обильно. О своеобразной природе этого гриба мы уже высказывались при описании сосновых боров, где этот вид встречается иногда в массовых количествах (Частухин, Николаевская, 1948).

Молодые дубняки (20-летнего возраста). Выше была описана микофлора спелых дубовых насаждений (возраст 100 лет).

Для того чтобы получить представление об образовании микофлоры, типичной для дубрав, весьма существенно изучение микофлоры молодых формирующихся дубовых насаждений. Такие наблюдения дают очень много для понимания последовательности появления видов при постепенном развитии отдельных типов леса. В практическом отношении также представляет большой интерес знакомство с видами грибов, появляющихся в молодых дубняках, так как условия, создающиеся в лесных полосах в степи, ближе всего подходят к условиям в молодых дубовых насаждениях.

Микофлора молодых дубняков в значительной мере зависит от их происхождения. Если мы имеем дело с зарастающей лесосекой, то здесь очень большую роль играют оставшиеся пни, так как за счет пней и пневой поросли развиваются формы, характерные для дубравы, бывшей на месте лесосеки. Для того чтобы получить более ясную картину, мы попытались отыскать дубовые насаждения семенного происхождения. Были обследованы 2 участка дубняка — один с деревьями в возрасте 20 лет и другой с деревьями 40—50-летнего возраста. Выбранная нами площадка с дубками 20-летнего возраста была расположена у края спелого дубового насаждения, таким образом занос спор грибов, типичных для дубового леса, был обеспечен. Ко времени исследования кроны дубков уже сомкнулись, и под пологом очень густого насаждения травянистая растительность почти отсутствовала. Подстилка состояла из одних листьев дуба. Дубки были посажены в борозды, и к моменту исследования этот искусственный микрорельеф заметно сказался на характере подстилки. В бороздах накопился толстый слой подстилки, причем в самом верхнем горизонте листья скрутились и слабо разложились, в нижней же части они побелели, подверглись сильному распаду и местами были перевиты плотным слоем грибного мицелия.

Таблица 12

Анализ ситуации

Составные части подстилки	I ситуация в бороздах (вес в г)	II ситуация между бороздами (вес в г)	III ситуация в окне (вес в г)
Листья дуба не разложившиеся . .	51.88	7.65	63.4
Обломки листьев дуба	26.60	11.71	29.40
Мелкие обломки листьев	20.94	25.20	17.90
Труха, проходящая через сито 2 мм	16.29	44.13	9.42
Веточки дуба	29.33	9.42	4.37
Остатки травянистых растений . .	0.65	0.98	4.30
Корни	1.65	9.42	2.35

В участках между бороздами подстилка была значительно тоньше (ситуация II), и, наконец, в участках, где имелся доступ солнечным лучам (ситуация III), развилась, хотя и слабо, травянистая растительность. Анализ ситуаций дал следующие величины (табл. 12).

Если сравнить состав подстилки в молодых дубняках с составом подстилки в старых дубовых насаждениях, то разница получается заметная как в количественном, так и в качественном отношениях, так как ряда элементов подстилки, обычных для спелых лесов, в молодых насаждениях нет (жолуди, обломки древесины).

Из травянистых растений, встречающихся в окнах, необходимо отметить: *Trifolium repens*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinale*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Plantago media*, *Agrimonia pilosa*.

Таблица 13

Микофлора молодого дубняка (возраст 20 лет)

Название грибов	№ гриба на карте	Название грибов	№ гриба на карте
Armillaria mellea (Vahl) Fr. .	62	*Mycena pura* (Pers.) Fr. . . .	44
Clitocybe candicans (Pers.) Fr.	8	*Rhodophyllus nigrellus* (Pers.) Quél.	112
Collybia cirrhata (Bull.) Fr. .	13	*Russula foetens* (Pers.) Fr. .	68
Cortinarius hinnuleus (Sov.) Fr.	16	*Scleroderma aurantium* (Vail.) Pers.	113
Hebeloma crustuliniforme (Bull.) Fr.	20	*Sporodinia grandis* Link . . .	114
Laccaria laccata (Scop.) Berk. et Br.	28	*Stereum hirsutum* (Willd.) Pers.	58
Marasmius Bulliardii Quél . .	36		

Состав микофлоры и ее распределение по площадке приводится в табл. 13 и на рис. 8. Как можно видеть, микофлора обследованного нами молодого дубового насаждения значительно беднее флоры спелых дубрав, но все же по богатству форм превосходит аналогичные сосновые насаждения, где наблюдалось развитие всего нескольких видов грибов.

Характерные особенности микофлоры молодого дубняка сводятся к следующему:

1. Многие виды грибов, свойственные более старым насаждениям, здесь отсутствуют (*Boletus subtomentosus*, *Amanita phalloides*, виды *Inocybe* и некоторые другие).

2. Из видов грибов, типичных для дубрав, найдены: *Hebeloma crustuliniforme*, *Cortinarius hinnuleus*, *Clitocybe candicans*, *Stereum hirsutum* (на опавших ветках). Грибы эти развиваются в большом количестве, причем отличаются сравнительно мелкими размерами (эта особенность наблюдается нередко в молодых насаждениях).

3. Из форм, необычных для дубрав, необходимо отметить: *Russula foetens*, *Rhodophyllus nigrellus*, *Scleroderma aurantium*.

Последний вид мы находили в изобилии в лесных полосах, в дубравах же, обследованных нами, он редок.

Дубняк 40—50-летнего возраста. Как можно было видеть, в молодых дубовых насаждениях флора грибов в видовом отношении значительно беднее флоры спелых дубняков. Чтобы получить более ясное представление о формировании микофлоры дубрав, мы разбили еще одну площадку в участке более старого дубового насаждения с деревьями в возрасте 40—50 лет.

По своему характеру дубняк этот приближался к типу снытевому. Помимо дубов (8), в составе древостоя находилась еще осина (1) и береза (1). В подлеске имелись кустарники крушины, орешника и бересклета.

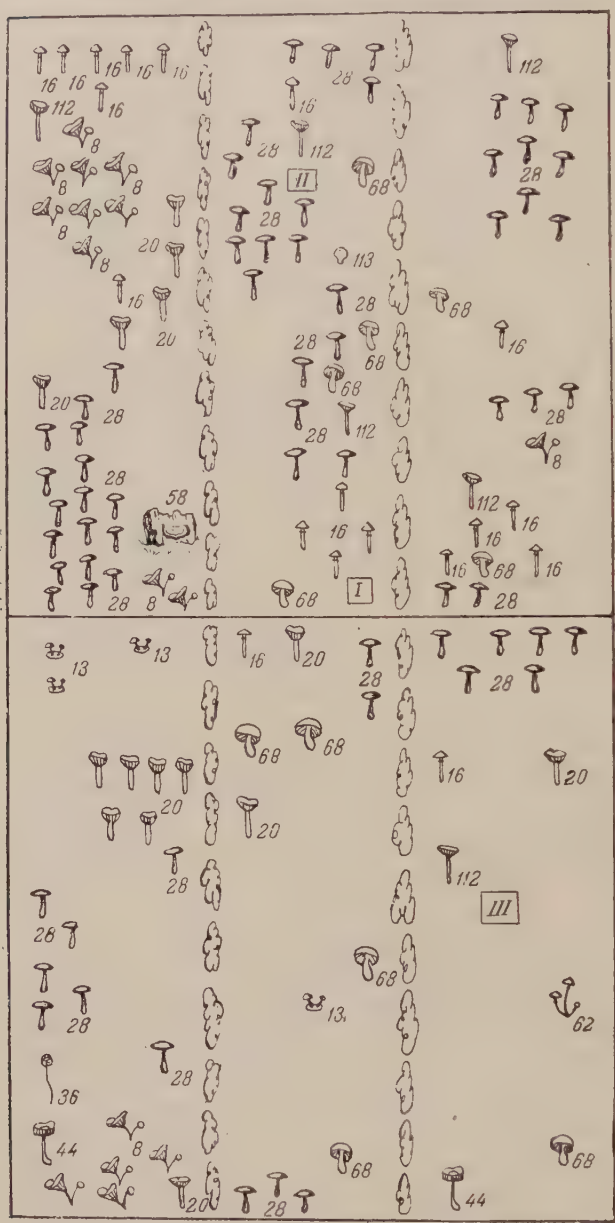


Рис. 8. Учетная площадка (5×10 м) в молодом дубняке (20 лет). Начало августа.

Травянистый покров довольно бедный. На площадке найдены *Aegopodium podagraria*, *Melampyrum nemorosum*, *Orobus vernus*, *Fragaria vesca*.

Подстилка довольно однородная, состоящая главным образом из дубового опада (табл. 14).

Таблица 14

Анализ ситуации

Составные части подстилки	Вес (в г)	Составные части подстилки	Вес (в г)
Листья дуба	20.5	Веточки дуба	3.85
Обломки листьев дуба	5.58	Травянистые остатки	2.45
Мелкие обломки листьев	7.55	Корни	0.66
Труха, проходящая через сито 2 мм	27.22		

Таблица 15

Микофлора молодого дубняка (возраст 50 лет)

Название гриба	№ гриба на карте	Название гриба	№ гриба на карте
Amanita phalloides Fr.	—	*Lachnea hemisphaerica* Wigg	27
Armillaria mellea Vahl.	62	*Lactarius insulus* Fr.	116
Boletus subtomentosus (L.) Fr.	2	*Lycoperdon umbrinum* Pers.	34
Clavaria cinerea (Bull.) Fr.	4	*Marasmius ramealis* (Bull.) Fr.	39
Clavaria sp.	3	**Mycena debilis* Fr.	42
Clitocybe candicans (Pers.) Fr.	8	*Mycena galericulata* Fr. ex Scop.	40
Clitocybe infundibuliformis (Schaeff.) Fr.	—	*Mycena polygramma* (Bull.) Fr.	43
Coprinus domesticus (Pers.) Fr.	14	*Mycena pura* (Pers.) Fr.	44
Cordiceps capitata (Holmsk.)	115	*Mycena speirea* Fr.	63
Cortinarius hinnuleus (Sov.) Fr.	16	*Russula foetens* (Pers.) Fr.	—
Crepidotus pubescens Bres.	18	*Russula xerampelina* (Schaeff.) Fr.	53
Daedalea quercina (L.) Fr.	65	*Rutstroemia firma* Karst.	54
Hymenochaete rubiginosa (Dicks.) Lev.	67	*Typhula* sp.	133

Состав и распределение микофлоры представлены на рис. 9 и в табл. 15.

Как видно из таблицы, по мере развития дубового насаждения количество видов грибов в нем возрастает. Если в молодом дубняке в возрасте 20 лет можно было насчитать около 14 видов грибов, то на учетной площадке 50-летнего дубового насаждения было найдено уже 27 видов. При этом появились главным образом виды, типичные для дубрав.

Сюда относятся *Boletus subtomentosus*, *Amanita phalloides*, *Clitocybe infundibuliformis*, *Coprinus domesticus*; на небольших пеньках, оставшихся после прочистки насаждения, найдены типичные ксилофаги, а именно *Daedalea quercina*, *Mycena polygramma*, *Hymenochaete rubiginosa*.

Кроме этих, типичных для дубовых лесов форм на площадке найдены и виды, обнаруженные нами в молодых дубняках, а именно *Cortinarius hinnuleus*, *Russula foetens*, *Clitocybe candicans*; из форм более редких, но также попадающихся в дубовых насаждениях следует обратить внимание на *Typhula* sp., *Lactarius insulus*.

Весьма характерно увеличение количества мелких подстилочных форм — видов *Mycena*, *Marasmius*, а также появление дискомицетов: *Rutstroemia firma*, *Lachnea hemisphaerica*.

Вообще микофлора этой площадки представляет собой ясный переход от сравнительно бедного по количеству видов молодого дубняка к типичным дубравам. Здесь, между прочим, очень резко бросается в глаза наблюдавшееся многими микологами наличие в лесах отдельных участков с более богатой микофлорой (грибных оазисов). Благодаря изобилию грибов в старых дубовых лесах это не так заметно, здесь же довольно легко можно обнаружить такие грибные оазисы, расположенные в небольших понижениях. В таком месте и была разбита описанная

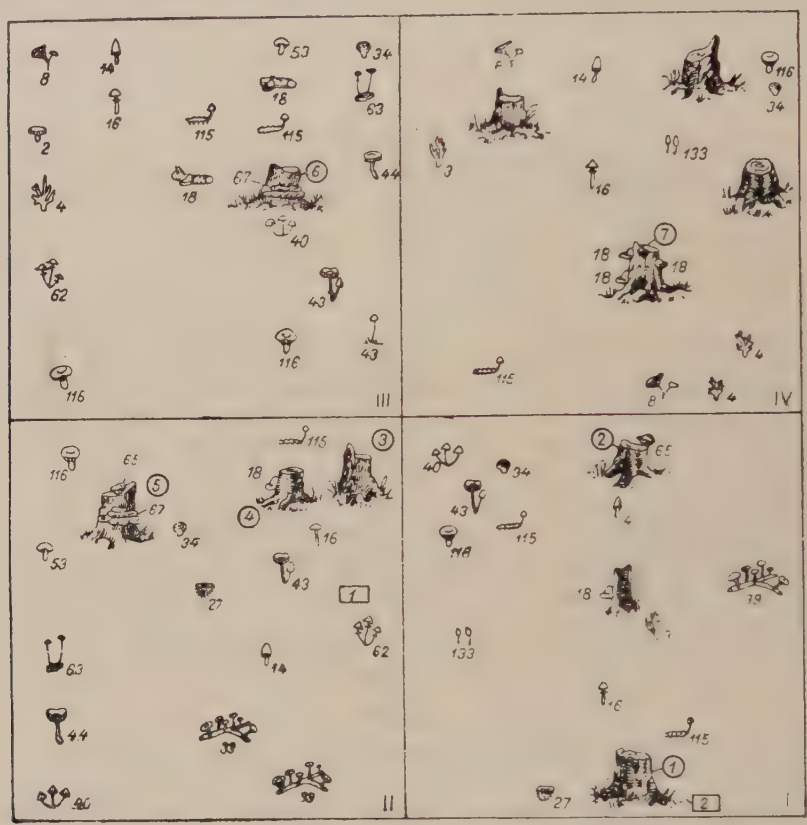


Рис. 9. Учетная площадка (10×10 м) в молодом дубняке (40 лет). Начало августа.

выше учетная площадка. Грибы, найденные на этой площадке, встречаются и по всему массивчику, но значительно более рассеянно.

Подводя итоги приведенных в этой главе материалов по микофлоре дубрав в различных экологических условиях, можно сделать следующий краткий вывод:

При изучении распада растительных остатков в лесах важнейшей задачей является выяснение роли отдельных видов грибов во всем процессе. Решить эту задачу исчерпывающе можно только путем специальных физиолого-химических экспериментов, однако некоторые закономерности этого процесса вырисовываются уже на основании характера распространения отдельных форм грибов.

Найденные виды грибов мы распределили на основании общих экологических наблюдений на следующие группы:

1. Микоризные формы, связанные с деревьями. На основании работ Мелина (Melin, 1936, 1946) и дальнейших исследований различных ученых можно с известной долей уверенности отнести к микоризным следующие роды грибов, найденные нами в дубравах: *Amanita*, *Boletus*, *Tricholoma*, *Cortinarius*, *Hygrophorus*, *Russula*.

2. Виды, связанные с определенным видом опада.

а) Ксилофаги: *Armillaria mellea*, *Daedalea quercina*, *Polystictus versicolor*, *Polyporus sulphureus*, *Panus stipticus*, *Fomes robustus*, *Hymenochaete rubiginosa*, *Stereum hirsutum*, *Mycena polygramma*, *Mycena epipterigia*, *Hypholoma apendiculatum*, *Hypholoma fasciculare*.

б) Подстилочные сапрофиты: сюда относятся виды *Mycena* (*M. stylobates*, *M. debilis*), виды *Collybia* (*Collybia dryophyla*, *Collybia butyracea*,

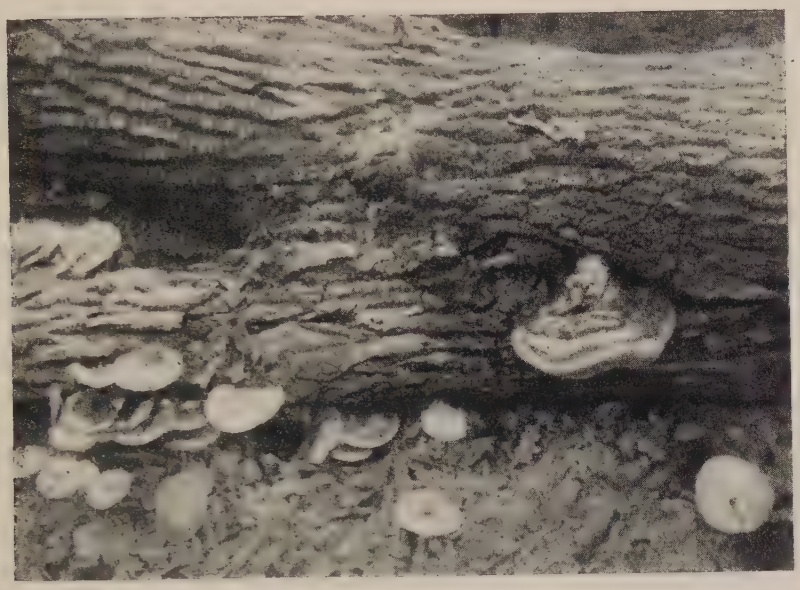


Рис. 10. Плодоношения опенка и *Fomes robustus* на лежащей колоде дуба: видна ориентировка плодоношений *Fomes robustus* к поверхности земли.

Collybia asema, *Collybia confluens*), *Clitocybe* (*Clitocybe infundibuliformis*, *Clitocybe nebularis*, *Clitocybe inversa*), *Lepiota procera*, а также ряд аскомицетов — *Helotium*, *Otidea* и др.

в) Виды, связанные с плодами *Helotium virgultorum*, *Sclerotinia pseudotuberosa*.

3. Виды, паразитирующие на грибах. Сюда следует отнести *Collybia tuberosa* и *Sepedonium chrysospermum* на *Boletus subtomentosus*.

4. Гумусовые сапрофиты: *Laccaria laccata*.

Грибы, паразитирующие на живых деревьях, не выделены нами в особую группу, так как выяснение роли этих организмов в процессах распада требует еще дальнейших весьма тщательных исследований.

Обычно считают, что такие виды, как, например, опенок, поражают живые деревья, но могут развиваться затем и за счет отмершей древесины: им противопоставляются настоящие паразиты; однако наши наблюдения показали, что даже такие несомненные паразиты, как *Fomes robustus* и *Trametes pini*, могут образовывать плодовые тела на мертвых,

уже лежащих колодах, что доказывается их ориентировкой к поверхности земли (рис. 10).

Следовательно, вопрос о паразитизме и сапрофитизме дереворазрушающих грибов требует еще дальнейших исследований.

При разложении органических веществ в лесу наибольшее значение имеют две группы грибов — ксилофаги и подстилочные сапрофиты.

Распад дубовой древесины осуществляется весьма разнообразной флорой грибов. Здесь в особенности необходимо обращать внимание на причины гибели деревьев. Если дерево погибает от *Fomes robustus*, то наблюдается картина глубинной гнили, вызываемой мицелием этого гриба. Дерево обычно ломается в тех местах, где развит мицелий. После падения ствол очень быстро заселяется весьма разнообразной флорой дереворазрушающих грибов.

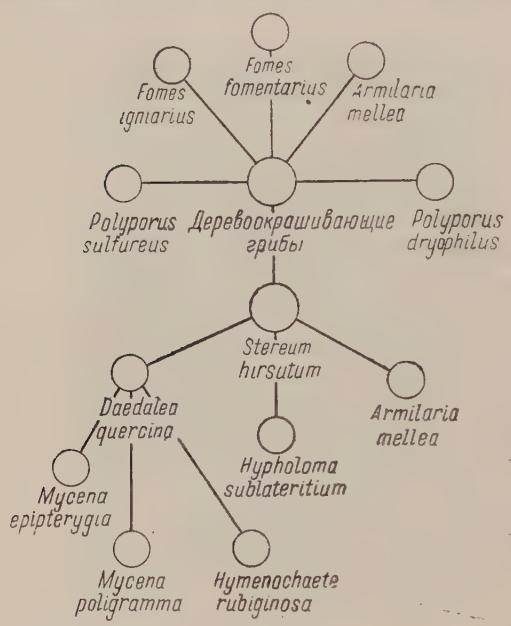


Рис. 11. Схема сукцессии видов грибов при разложении дубовой древесины.

Такое же изобилие видов дереворазрушающих грибов на одном и том же стволе мы наблюдали и на других лиственных деревьях (осина, береза), но никогда не встречали на хвойных.

Если гибель дерева вызывается подгниванием корней от опенка, что обычно приводит к вывороту, то разрушение начинается с появления периферической гнили, вызываемой опенком; в дальнейшем, однако, к нему присоединяется также разнообразная флора дереворазрушающих грибов. Здесь может поселяться *Daedalea quercina*, одновременно с ней *Hypholoma sublateritium* или другие виды. В то же время продолжает свое развитие опенок, но может быть и такой случай, когда основная фаза распада осуществляется одним каким-либо видом. Последняя стадия распада (красная гниль) вызывается главным образом шляпочными грибами. Сюда следует отнести *Mycena galericulata*, *Mycena polygramma* и др. Распад дубовой древесины может пойти по разным направлениям в зависимости от видов грибов, поселяющихся на отмирающих деревьях, как, например:

I

1. *Armillaria mellea*
2. *Daedalea quercina*
3. *Mycena galericulata*
4. *Mycena polygramma*

II

1. *Armillaria mellea*
2. *Fistulina hepatica*
3. *Mycena galericulata*
4. *Mycena polygramma*

III

1. *Armillaria mellea*
2. *Hypholoma sublateritium*
3. *Mycena galericulata*
4. *Mycena polygramma*

IV

1. *Armillaria mellea*
2. *Daedalea quercina*
3. *Hymenochaete rubiginosa*

Схема распада дубовой древесины приводится на рис. 11.

Минерализация подстилки в дубовых лесах осуществляется весьма разнообразной флорой грибов, по количеству видов значительно превосходящей микофлору хвойных лесов. Между тем первое впечатление в дубовом лесу бывает обратное, так как большинство форм грибов, развивающихся в дубравах, отличается мелкими размерами, и необходимо детальное изучение подстилки, чтобы обнаружить все разнообразие видов, встречающихся в этих условиях. Как можно было видеть, мы на площадке в 25 м² находили до 60 видов, чего никогда нельзя было наблюдать в хвойных лесах.

Глава III

МИКОФЛОРА ЛЕСНЫХ ПОЛОС И ЗАЛЕЖНЫХ СТЕПНЫХ УЧАСТКОВ

Одновременно с наблюдениями в естественных дубравах аналогичные исследования проводились нами в лесных полосах степной зоны. Такие исследования в связи с осуществлением великого сталинского плана преобразования природы по всей территории русских степей несомненно имеют большое значение.

Наблюдения над распадом растительных остатков в лесных полосах проводились нами главным образом на Каменно-Степной опытной станции (ныне Институт земледелия им. В. В. Докучаева).[1]

Лесные полосы Каменной Степи были заложены по инициативе В. В. Докучаева в конце прошлого столетия и в настоящее время представляют уже спелые и приспевающие насаждения. Так как насаждение деревьев проводилось в порядке опыта, то по ширине полос, по составу древесных пород Каменно-Степной оазис являет большое разнообразие. Все это дало нам возможность подробно изучить характер развития микофлоры в зависимости от различных экологических условий. По составу древесных пород в лесных полосах можно в основном выделить следующие 4 группы: дубовую, ясеневую, ильмовую, березовую. Ширина полос колеблется от 10 до 100 м. Основные породы имеются как в форме чистых, так и в форме смешанных насаждений. В подлеске посажены кусты акации желтой, бузины и других пород. В настоящее время ведется правильное хозяйство, производятся рубки ухода, выборка сухостоя и т. д., ввиду этого имеется и значительное количество растительных остатков в форме пней, отмерших корней и проч.

Кроме спелых лесных насаждений, на территории Института в настоящее время имеются и молодые лесные полосы, недавно посаженные, а также питомник и арборетум с большим разнообразием древесных пород.

При изучении микофлоры лесных полос нами применялась та же методика, что и при изучении естественных лесных массивов, т. е. сперва было произведено общее микологическое обследование всего оазиса в целом, затем подробное изучение наиболее характерных насаждений. Таким путем были обследованы насаждения, состоящие из различных пород: дуба, ясеня, вяза, березы, а также небольшие участки сосновых насаждений.

Лесные полосы представляют собою ценозы, искусственно создаваемые в степи человеком. Для того чтобы разобраться в характере устанавливающейся в полосах микофлоры, очевидно, необходимо учесть все источники, могущие повлиять на возникновение такой флоры.

---

[1] Описание насаждений Института имеется в работе Ключникова (1940).

С этой точки зрения надо знать не только флору грибов, развивающуюся в естественных лесах, но весьма существенно также ознакомление с микофлорой, развивавшейся в степи до насаждения леса.

Микофлора залежей

Обычно считают, что распад травянистых остатков в степи осуществляется в основном бактериальной флорой, в отличие от лесов, где доминируют грибные процессы распада. Однако уже первые предварительные обследования, проведенные нами, показали, что в действительности процесс протекает несколько иначе. В Институте земледелия им. В. В. Докучаева нами был обследован участок некошеной степи, представляющий собой многолетнюю залежь, не паханную с 1896 г. С 1912 г. на этой территории прекращен выкос травы. Обследование проводилось в течение весны и осени 1946 и 1947 гг.

Интенсивность развития растительности в засушливых районах тесно связана с метеорологическими условиями. Это в особенности относится к высшим базидиальным грибам.

1946 год характеризовался чрезвычайно засушливым летом и обильными дождями осенью, что сопровождалось появлением богатой флоры грибов.

В следующем, 1947 г. картина была иная. Осенью дождей было очень мало, сообразно с этим и количество грибов было весьма невелико. Из сказанного можно видеть, что правильное представление о микофлоре высших базидиальных грибов в степи можно получить при проведении наблюдений в вполне определенных условиях. Этим, вероятно, и объясняется малая изученность флоры базидиомицетов в степях. Ниже приводятся данные осенних обследований.

Ко времени развития грибов травянистый покров большей частью уже погибает и стоит в виде мощного засохшего бурьяна. Под покровом этого бурьяна на земле лежит слой подстилки толщиной около 10 см, состоящий из остатков прошлогодних листьев и стеблей, частично разложившихся. Слой этот густо пронизан грибным мицелием и в этом отношении очень сходен с типичной лесной подстилкой. Под этим слоем, непосредственно на почве, лежат мелкие обломки стеблей и листьев, уже в значительной мере потерявших свою форму.

Количество видов травянистых растений в степях и многолетних залежах довольно велико, тем не менее и в этих условиях можно выделить отдельные участки, занятые одним или несколькими доминирующими видами. Этими видами растений и определяется состав степных подстилок. В качестве примера приводим здесь анализ ситуаций (табл. 16) в залежных степных участках Института земледелия им. В. В. Докучаева.

Подробное геоботаническое описание и карта этих участков имеются в работе Аврорина (1933).

На поверхности травянистых остатков простым глазом можно обнаружить многочисленные плодоношения микроскопических грибов в виде налетов и темных точечных пятнышек.

Описание этих форм, так же как и низших микроскопических грибов, развивающихся непосредственно в подстилке, приведено дальше. Здесь же мы остановимся на высших базидиальных грибах, плодовые тела которых были нами найдены на исследованном степном участке.

На рис. 12 и в табл. 17 приводится распределение грибных мицелиев на 25-метровой учетной площадке в степи. Большинство найденных видов

Таблица 16

Анализ ситуаций

Элементы подстилки	Вес (в г) в зарослях		
	бобовника	земляники	типчака
Листья бобовника	3.8	—	—
Веточки »	21.5	—	—
Плоды »	2.7	—	—
Обломки листьев < 2 мм	16.2	—	—
То же < 1 мм	24.1	—	—
Обломки стеблей и листьев	—	—	29.5
Корешки и основания стеблей из Кочки	—	—	179.2
Обломки листьев и стеблей < 2 мм	—	34.1	23.9
То же < 1 мм	—	59.0	47.5
Листья земляники	—	10.6	—
Обломки стеблей и листьев земляники	—	30	—
Корешки	0.7	5.8	—
Обломки разных трав	21.3	8.6	5.0

Рис. 12 Учетная площадка (25 м²) в некошеной степи. Конец сентября.

носит вполне специфический характер. Сюда относятся *Marasmius caulicinalis, Omphalia griseo-pallida, Lepiota excoriata, Collybia collina, Mycena flavo-alba, Clitocybe fragrans.*

Наибольшее распространение имеет *Omphalia griseo-pallida*, а также *Collybia collina*, плодовые тела которых встречаются изобильно по всей учетной площадке (рис. 13).

Характерной особенностью перечисленных форм являются сравнительно мелкие размеры плодовых тел и массовое их развитие.

Помимо перечисленных видов, следует отметить присутствие *Stopharia mammilata*, развившейся в значительном количестве на небольшом бугорке, который здесь остался от бывшей ранее норы слепыша; затем *Galera tenera* и *Laccaria laccata* — видов, которые встречаются и в лесных полосах.

Рис. 13. *Collybia collina* на степной подстилке. Видны светлые участки в тех местах, где развился сплошной войлок мицелия. Снято сверху.

Приведенные выше материалы не оставляют сомнения в том, что при минерализации органического вещества в степях базидиомицеты играют существенную роль. Роль эта при разложении травянистых растительных остатков до сих пор совершенно не изучена. Эти наблюдения свидетельствуют еще о том, насколько важно при разработке проблемы почвообразования в целом, наряду с изучением культурных угодий, проводить такие же исследования и на девственных заповедных участках, где процесс идет таким образом, как он протекал тысячелетиями в его первичной форме.

Микофлора обследованных нами скашиваемых в опытных целях участков резко отличается от участка заповедной степи. Она значительно беднее и представлена главным образом копрофильными формами (*Psalliota*, *Paneolus*, иногда встречается *Bovista*).

Таблица 17

Микофлора на 5-метровой учетной площадке в степи

Название гриба	№ гриба на карте	Название гриба	№ гриба на карте
Collybia colina (Frex Scop.) Quél.	6	*Mycena speirea* Fr.	10
Clitocybe fragrans Sov.	8	*Omphalia griseo-pallida* (Desm.) Fr.	2
Cyathus olla Pers.	9	*Peziza* sp.	12
**Laccaria laccata* (Scop.) Berk. et Br.	7	*Stopharia mammilata* Kalch	5
Marasmius caulicinalis Bull.	3	*Volvaria speciosa* Gillet.	11
Mycena flavo-alba Fr.	1	*Galera tenera* Fr.	4

Если базидиомицеты появляются осенью, то весной, после таяния снега, на травянистых остатках в степи развивается чрезвычайно энергично совершенно другая флора.

Здесь появляются на прошлогодних травянистых остатках различные представители несовершенных грибов. Как это ни удивительно, и эта группа грибов, присутствие которых не может не броситься в глаза, до сих пор совершенно не учитывалась при изучении минерализации растительных остатков, так как при применении обычных микробиологических методов исследования медленно растущие на искусственных питательных средах виды забиваются вульгарной плесневой флорой.

При описании почвенной микофлоры мы объединили указанные формы под общим названием мезоскопических грибов.

Описание их будет дано в следующей главе.

Общее микологическое обследование лесных полос Каменной Степи (дереворазрушающие грибы)

В итоге наблюдений в течение ряда лет над микофлорой, осуществляющей распад древесины различных пород в условиях лесных полос, можно дать следующий перечень видов дереворазрушающих и паразитных грибов (табл. 18).

Из приведенных выше списков грибов можно видеть, что в лесных полосах паразитные грибы встречаются очень редко.

Здесь были найдены *Fomes igniaris*, *Fomes fomentarius* на березе, *Polyporus connatus* на клене и вязе, *Fomes robustus* и *Polyporus sulphureus* на дубе, причем все эти виды встречаются в незначительных количествах, единично.

Из *Agaricaceae* надо еще отметить *Collybia velutipes*, встречающуюся изредка на живых деревьях.

Все остальные перечисленные в списках виды грибов относятся к сапрофитам, развивающимся на мертвой древесине и осуществляющим ее распад.

На пнях наибольшее распространение здесь имеют виды *Polystictus*, *Mycena polygramma* (рис. 14), *Hypholoma sublateritium* (рис. 52), *Polyporus squamosus* и некоторые другие.

Проведенные наблюдения показывают, таким образом, что обследованные лесные полосы находятся в фитопатологическом отношении в благополучном состоянии. Паразитные грибы, имеющие широкое распространение в естественных лесных массивах, здесь встречаются очень редко или совсем отсутствуют.

Давать прогнозы на будущее было бы сейчас еще преждевременно, так как из фитопатологической практики хорошо известно, что по мере старения инфецированность лесных массивов возрастает. Однако спелые насаждения Каменно-Степного оазиса в этом отношении оставляют очень благоприятное впечатление.

Переходя к рассмотрению списков видов сапрофитных грибов, можно видеть, что микофлора, осуществляющая распад древесины в лесных полосах, значительно беднее микофлоры обследованных нами естественных лесов.

В наибольшем количестве в лесных полосах встречаются *Hypholoma sublateritium* и *Polystictus versicolor*, остальные виды имеют меньшее значение. *Daedalea quercina*, например, как один из важнейших видов, осуществляющих распад древесины в дубравах, в лесных полосах развивается очень редко, опенок же вообще отсутствует.

Таблица 18

Дереворазрушающие и паразитные грибы лесных полос Каменной Степи

Название гриба	Распространение
Береза	
Collybia velutipes (Curt.) Fr.	Изредка на пнях.
Coprinus micaceus Fr.	То же.
Fomes fomentarius (L.) Fr.	Очень редко на живых деревьях и на пнях.
Fomes igniaris (L.) Fr.	То же.
Lenzites betulina (L.) Fr.	Изредка на пнях.
Mycena polygramma (Bull.) Fr.	Один из наиболее распространенных на пнях грибов.
Nectria cinnabarina Fr.	Изредка на пнях.
Polyporus adustus (Willd.) Fr.	То же.
Polyporus betulinus Fr.	Очень редко на живых деревьях и на пнях.
Polystictus hirsutus Fr.	Изредка на пнях.
Polystictus pseudopergamenus Fr.	То же.
Polystictus versicolor (L.) Fr.	» »
Polystictus zonatus Fr.	» »
Stereum purpureum Pers.	» »
Дуб	
Daedalea quercina (L.) Fr.	Изредка на дубовых пнях.
Fomes robustus Karst.	Изредка на живых деревьях.
Hypholoma sublateritium (Schaeff.) Fr.	Встречается очень часто на пнях.
Mycena polygramma (Bull.) Fr.	Один из наиболее распространенных видов на пнях.
Panus stipticus (Bull.) Fr.	Изредка на пнях.
Polyporus sulphureus (Bull.) Fr.	То же.
Polystictus zonatus Fr.	Один из наиболее распространенных на пнях видов.
Psathyrella disseminata (Pers.) Fr.	Очень редко на пнях и деревьях.
Stereum hirsutum (Willd.) Pers.	То же.
Ясень	
Collybia velutipes (Curt.) Fr.	Изредка на пнях, на живых деревьях очень редко.
Coprinus micaceus Fr.	На пнях изредка.
Pleurotus ostreatus (Jacq.) Fr.	То же.
Polyporus adustus (Willd.) Fr.	» »
Polyporus imberbis (Bull.) Fr.	» »
Polyporus squamosus (Hudson) Fr.	На пнях довольно часто.
Polystictus versicolor (L.) Fr.	Один из наиболее обычных видов на пнях.
Polystictus zonatus Fr.	То же.
Вяз	
Collybia velutipes (Curt.) Fr.	Изредка на пнях.
Fomes connatus Fr.	То же.
Pleurotus ostreatus (Jacg.) Fr.	» »
Polyporus imberbis (Bull.) Fr.	» »
Polyporus squamosus (Hudson) Fr.	» »
Polystictus versicolor (L.) Fr.	Один из наиболее распространенных на пнях грибов.
Schizophyllum commune Fr.	Изредка на пнях.

Таблица 18 (*продолжение*)

Название гриба	Распространение
Клен	
Daedalea unicolor (Bull.) Fr.	Изредка на пнях.
Collybia velutipes (Curt.) Fr.	То же.
Coprinus micaceus Fr.	» »
Fomes connatus Fr.	Редко на живых деревьях и пнях.
Pleurotus ostreatus (Jacq.) Fr.	Редко на пнях.
Polyporus adustus (Willd.) Fr.	То же.
Polyporus imberbis (Bull.) Fr.	» »
Polyporus squamosus (Hudson) Fr.	» »
Polystictus versicolor (L.) Fr.	Наиболее распространенный на пнях гриб.

Заканчивая на этом описание микофлоры, осуществляющей минерализацию древесины в лесных полосах, переходим к описанию флоры наземных грибов, вызывающих распад разнообразных растительных остатков, составляющих подстилку.

Рис. 14. Дубовый пень в полосе № 40 с плодоношениями: *А—Polystictus versicolor* и *Mycena polygramma* (пень сильно разложился).

Описание высших грибов в лесных полосах Каменной Степи (наземные грибы)

Обследование лесных полос показало, что общий характер микофлоры зависит от видового состава древесных пород и от ширины полос. Мы приводим здесь описание 40-й полосы, относящейся к типу наиболее

широких лесных полос (100 м), и 60-й полосы — одной из наиболее узких полос (10 м). Микофлора лесных полос шириной от 20 до 50 м и носит промежуточный характер.

Широкая 40-я лесная полоса состоит из ряда секций: дубовой, ясеневой, березовой и т. д. Подлесок состоит из желтой акации и бузины.

Подстилка в дубовой секции вообще весьма похожа на подстилку в естественных дубравах; в ней можно различить три слоя: 1) верхний, состоящий из засохших свернувшихся листьев; 2) средний, представляющий собой плотную, слежавшуюся и пронизанную грибным мицелием массу разлагающихся листьев; 3) нижний слой, состоящий из остатков веток и опавших листьев, уже потерявших свою форму.

Пробы подстилки, взятые в лесных полосах в конце весеннего периода, характеризуются большим количеством мелких обломков листьев в форме трухи. Общее количество растительных остатков в лесных полосах превышает несколько количество остатков в естественных дубравах, но разница не велика.

Анализ ситуаций из дубовой и ясеневой секции приводится в табл. 19.

Таблица 19

Анализ ситуаций полосы № 40

Элементы подстилки	Вес (в г)	Элементы подстилки	Вес (в г)
Дубовая секция		Ясеневая секция	
Листья дуба	20.1	Листья ясеня	1
Обломки дубовых листьев	73.8	Обломки листьев ясеня	18.3
Куски листьев мелкие < 2 мм	17.5	Куски листьев < 2 мм	51.2
Пылевидные органические частицы < 1 мм	28.0	Пылевидные органические частицы < 1 мм	85.6
Листья ясеня, вяза и др.	1.6	Примесь листьев дуба, черемухи и др.	5.1
Жолуди и плюски	3.7	Обломки веток черемухи	36.4
Веточки	42.1		
Обломки коры	4.9		

Представление о характере микофлоры, развивающейся на подстилке в лесных полосах, можно получить из табл. 20 и рис. 15.

Из этих данных видно, что микофлора лесных полос в степи не отличается большим разнообразием.

В дубовой секции нами были найдены: *Lepiota rhacodes* (кв. I, II, V, VI), *Coprinus domesticus* (кв. I, III, V), *Inocybe fastigiata* (кв. IV), *Clitocybe inversa* (кв. I, II, IV, VI).

Lepiota rhacodes (рис. 16) нельзя считать видом, типичным для дубрав. Этот гриб встречается в естественных дубравах довольно редко. В лесных полосах он попадается также довольно неравномерно, хотя иногда мицелий этого гриба захватывает значительные участки. Такой случай мы как раз имели на учетной площадке. Более типичными являются для дубрав *Inocybe fastigiata*, *Clitocybe inversa* (рис. 18), *Coprinus domesticus*; все эти грибы, как можно было видеть, постоянно встречаются в естественных дубравах. Специфическим для лесных полос видом является

Trichaster melanocephalum (рис. 17), этот вид в естественных дубравах нами пока не был обнаружен; в лесных полосах он весьма обычен. В ясеневой секции обнаружены те же виды *Lepiota rhacodes* и *Clitocybe inversa*.

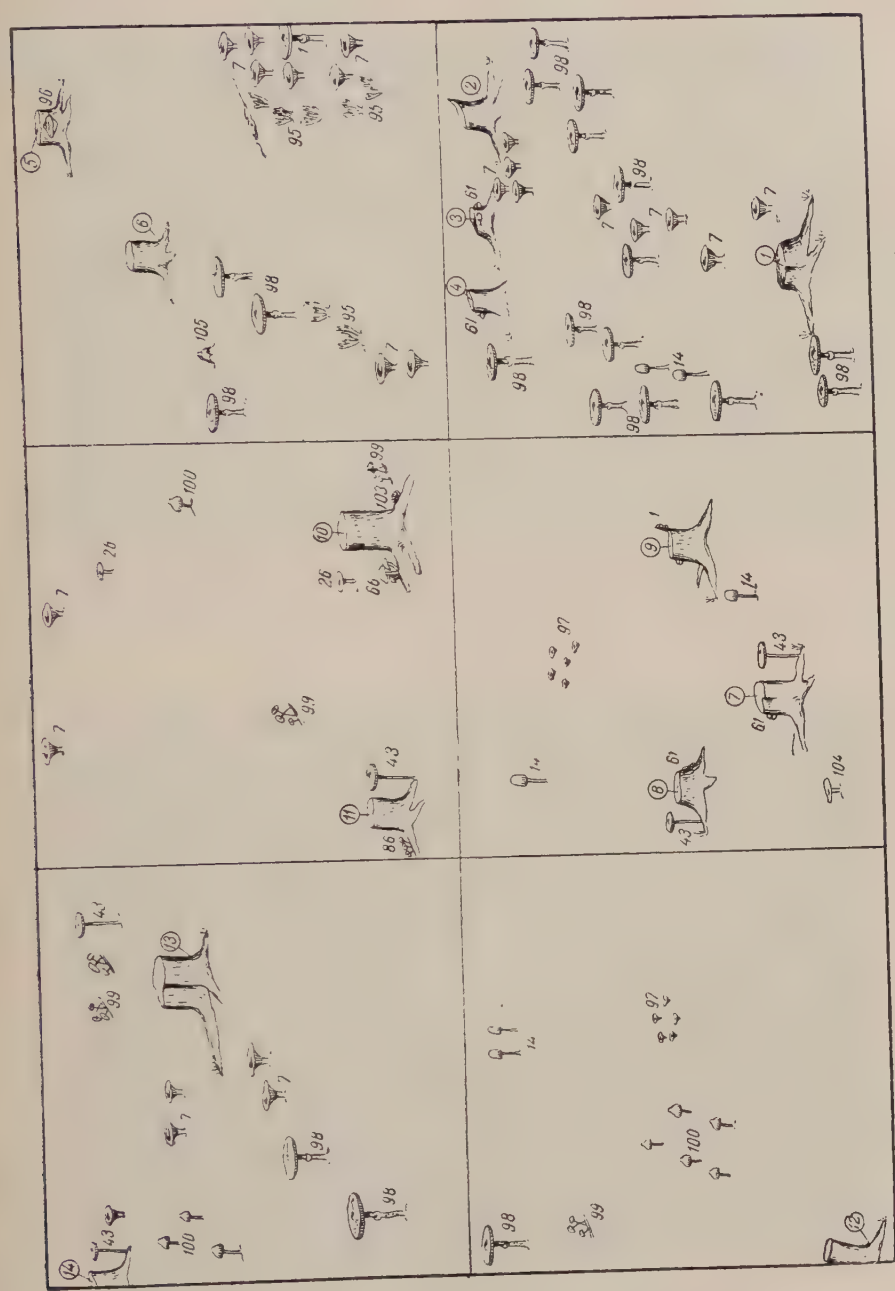


Рис. 15. Учетная площадка в дубовой полосе (150 м²). Конец сентября.

Если сравнить микофлору естественных дубрав с микофлорой лесных полос в степи, то придется констатировать чрезвычайную бедность микофлоры лесных полос.

Таблица 20

Микофлора

Название гриба	№ гриба на карте	Найден в квадрате	В скольких квадратах
Clavaria fastigiata L.	95	II	1
Clitocybe inversa (Scop.) Fr.	7	I, II, IV, VI	4
Coprinus domesticus (Pers.) Fr.	14	I, III, V	3
Ganoderma applanatum (Pers.) Pat.	96	II	1
Helotium epiphyllum Fr	97	III, V	2
Hymenochaete rubiginosa (Diks.) Lev.	67	III	1
Hypholoma sublateritium (Schaeff.) Fr.	66	IV	1
Inocybe fastigiata (Schaeff.) Fr.	26	IV	1
Lepiota rhacodes (Witt.) Fr.	98	I, II, V, VI	4
Marasmius sp.	99	IV, V, VI	3
Mycena polygramma (Bull.) Fr.	43	III, IV, VI	3
Mycena aetites Fr.	100	IV, V, VI	3
Panus stipticus (Bull.) Fr.	86	IV	1
Polystictus zonatus Fr.	102	IV	1
Psathyrella disseminata (Pers.) Fr.	103	IV	1
Stereum hirsutum (Willd.) Pers.	61	I, III	2
Trichaster melanocephalum Czern.	105	II	1
Tricholoma albellum Fr.	104	III	1

Общее количество видов, найденных при одновременном обследовании естественных дубрав, превышает 70, в то время как в полосах Каменной Степи можно насчитать 10—20.

Рис. 16. *Lepiota rhacodes* в дубовых полосах.

Грибная флора лесных полос носит вообще несколько неустановившийся характер. Выражается это в том, что некоторые виды появ-

ляются в определенных местах, затем вновь исчезают; например, в березовой полосе № 16 мы нашли *Amanitopsis vaginata*, но в дальнейшем этот гриб не был встречен. Также *Boletus subtomentosus* найден был нами

Рис. 17. *Trichaster melanocephalum* в березовой полосе (подстилка частично снята).

Рис. 18. *Clitocybe inversa* в дубовых полосах.

в сравнительно влажных условиях вблизи пруда. Очевидно, многие виды заносятся случайно в полосы, но не могут в них удержаться и погибают. Этим объясняется то обстоятельство, что в лесных полосах в степи трудно

разбить учетную площадку так, чтобы захватить все виды, способные развиваться в том или ином типе насаждений. В дубовых полосах, например, довольно часто встречается *Russula xerampelina*, иногда попадается *Otidea grandis*, *Collybia dryophila*, очень распространена *Scleroderma aurantium*.

На листьях ясеня иногда развивается в массовом количестве *Marasmius epiphyllus* и *Typhula* sp.

Все эти виды, несомненно играющие большую роль в тех местах, где они развиваются, на учетную площадку, как можно видеть, не попали.

Описанные выше наблюдения относятся к широким лесным полосам. В качестве примера узкой полосы можно привести полосу № 66, ширина которой не превышает 6—7 метров.

В этих условиях не образуется типичной лесной подстилки. На поверхности земли можно обнаружить значительное количество веточек и сучков, в то же время лиственный опад почти полностью отсутствует. Повидимому, в этих условиях листья разлагаются очень быстро, в то время как разложение деревянистых частей задерживается. Микофлора здесь носит весьма своеобразный характер (табл. 21). Она представляет смесь типичных степных форм с ксерофитными и лесными грибами.[1]

Таблица 21

Микофлора лесной полосы № 66

Название гриба	Субстрат	Название гриба	Субстрат
Bovista sp.	Подстилка	*Trichaster melanocephalum* Czern.	Подстилка.
Collybia dryophila (Bull.) Fr.	»	*Marasmius epiphyllus* Fr. .	»
Lepiota excoriata (Schaeff.) Fr.	»	*Polystictus versicolor* (L.) Fr.	Дубовый пень.
Marasmius oreades (Bolt.) Fr.	»	*Psaliota* sp.	Подстилка.
Mycena flavo-alba Fr. . .	»	*Mycena polygramma* (Bull.) Fr.	Пень.
Tulostoma granulosum Lev.	»		

К степным формам можно отнести следующие виды: *Psaliota* sp., *Marasmius oreades*, *Lepiota excoriata*. Из лесных видов здесь встречаются: *Collybia dryophila*, *Marasmius epiphyllus*, *Mycena polygramma*.

Характерной особенностью лесных грибов в этих условиях является слабое развитие карпофоров, значительно уступающих по своим размерам карпофорам этих видов в широких лесных полосах. Интересно отметить присутствие в узких полосах типичных ксерофитов, какими являются *Tulostoma granulosum* и, в известной мере, *Trichaster melanocephalum*.

Таковы особенности микофлоры двух крайних по ширине типов лесных полос.

Эти наблюдения показывают, что микофлора лесных полос тесно связана с их шириной. Можно считать, что в широких лесных полосах

[1] Учетная площадка в полосе № 66 не разбивалась, так как мицелиальные пятна здесь были очень рассеяны пространственно.

она носит в общем лесной характер, в то время как в узких экологическая обстановка не соответствует условиям леса, в связи с чем здесь развивается смешанная флора, состоящая в основном из степных форм грибов и только частично из лесных.

Березовые полосы

Учетная площадка была разбита в березовой полосе № 35 (рис. 19, табл. 22). Наблюдения проводились осенью в начале октября, после выпавших дождей.

Рис. 19. Учетная площадка в березовой полосе (25 м²). Конец сентября.

На площадке имеется несколько березовых пней, на которых были найдены *Polystictus versicolor*, *Mycena polygramma*. Последний вид имеет наибольшее значение, карпофоры его не стойки и появляются только поздней осенью, поэтому при общем обследовании лесных полос очень трудно установить истинного возбудителя гнили и только многократные обследования позволяют обнаружить ее формы, которые имеют здесь наибольшее значение.

Кроме *Mycena polygramma*, довольно часто на березовых пнях в условиях лесных полос встречаются *Polystictus versicolor* и *Polystictus pergamenus*.

Значительно реже встречается *Lenzites betulina* (на учетной площадке этих видов не обнаружено).

На ясеневом пне на площадке были найдены *Collybia velutipes* и *Pleurotus ostreatus*.

Из высших базидиальных грибов, развивающихся на подстилке, в первую очередь следует отметить *Tricholoma albellum* и в особенности *Lactarius plumbeus* — свинуху. Этот гриб обычен в березовых полосах и встречается как во взрослых, так и в молодых насаждениях.

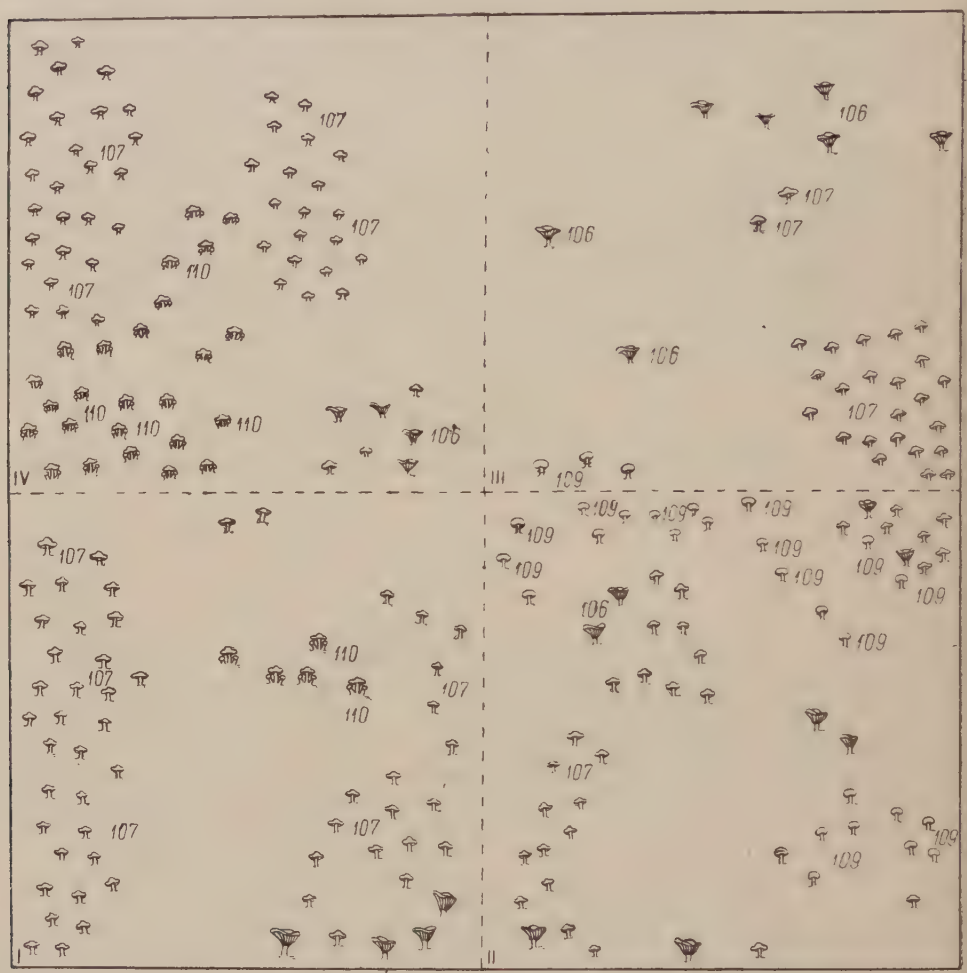


Рис. 20. Учетная площадка в молодой (16 лет) березовой полосе (100 м²). Конец октября. Обозначения: *106 — Paxillus involutus, 107 — Hebeloma mesopheum, 109 — Psaliota campestris, 110 — Clitocybe inornata.*

Кроме указанных видов, на учетной площадке в березовых насаждениях был нами еще найден *Trichaster melanocephalum*, *Paxillus involutus*, а также виды *Russula*.

Виды *Russula* и *Paxillus involutus* встречаются в березовых полосах довольно часто, при описании учетной площадки они не были отмечены, так как обследование ее проводилось в начале октября, когда вегетация грибов этих видов уже заканчивается.

Описанная выше учетная площадка дает представление о характере микофлоры спелых насаждений. Микофлора молодых полос значительно беднее.

В качестве примера приводим описание лесной полосы 16-летнего возраста, состоящей из березы и тополя (рис. 20), количество видов

Таблица 22

Микофлора березовой полосы

Название гриба	№ гриба на карте	Название гриба	№ гриба на карте
Clavaria sp.	5	*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) Fr. .	101
Collybia velutipes (Curt.) Fr. . .	94	*Polystictus versicolor* (L.) Fr. .	50
Lactarius plumbeus (Bull.) Fr. . .	105	*Rutstroemia firma* Karst. . . .	54
Mycena polygramma (Bull.) Fr. .	43	*Tricholoma albellum* Fr. . . .	104

грибов здесь весьма ограничено. В основном встречаются: *Paxillus involutus*, *Hebeloma mesopheum* и *Clitocybe inornata*, кроме того изредка *Psalliota campestris*; последний вид относится уже к степным формам. При таком однообразии видового состава особенно интересно отметить, что степень насыщенности грибным мицелием лесной полосы весьма значительна.

Из рисунка можно видеть, что количество карпофоров *Hebeloma mesophaeum* и *Clitocybe inornata* очень велико.

Для молодых березовых полос эти грибы наиболее характерны, в более старых насаждениях они встречаются значительно реже.

Paxillus involutus развивается в большом количестве как в молодых, так и в спелых насаждениях.

В дополнение к описанным выше молодым лесным полосам приводим здесь еще краткое описание микофлоры питомника. Микофлора учетной площадки, разбитой среди ясеневых и березовых саженцев, приводится на табл. 23 и на рис. 21.

Несмотря на сравнительную молодость древесных насаждений и здесь можно было обнаружить ряд базидиомицетов. В березовой секции на подстилке найдены карпофоры *Lactarius vellereus*, *Hebeloma meso-*

Таблица 23

Микофлора питомника

Название гриба	№ гриба на карте	Название гриба	№ гриба на карте
Collybia velutipes (Curt.) Fr. . .	94	*Panus stipticus* (Bull.) Fr. . .	86
Hebeloma mesopheum Fr.	107	*Polyporus adustus* (Willd.) Fr. .	122
Lactarius vellereus Fr.	111	*Polystictus versicolor* (L.) Fr. .	50
Marasmius epiphyllus Fr. . . .	37		

phaeum, в ясеневой секции на черешках листьев обнаружено массовое развитие *Marasmius epiphyllus*. На небольших пеньках были найдены *Collybia velutipes* и *Polystictus versicolor*.

Из приведенных здесь наблюдений можно заключить, что появление грибов в лесных полосах происходит очень быстро. Однако видовой состав микофлоры лесных полос, и в особенности молодых, не отличается большим разнообразием. Положительным моментом является здесь отсут-

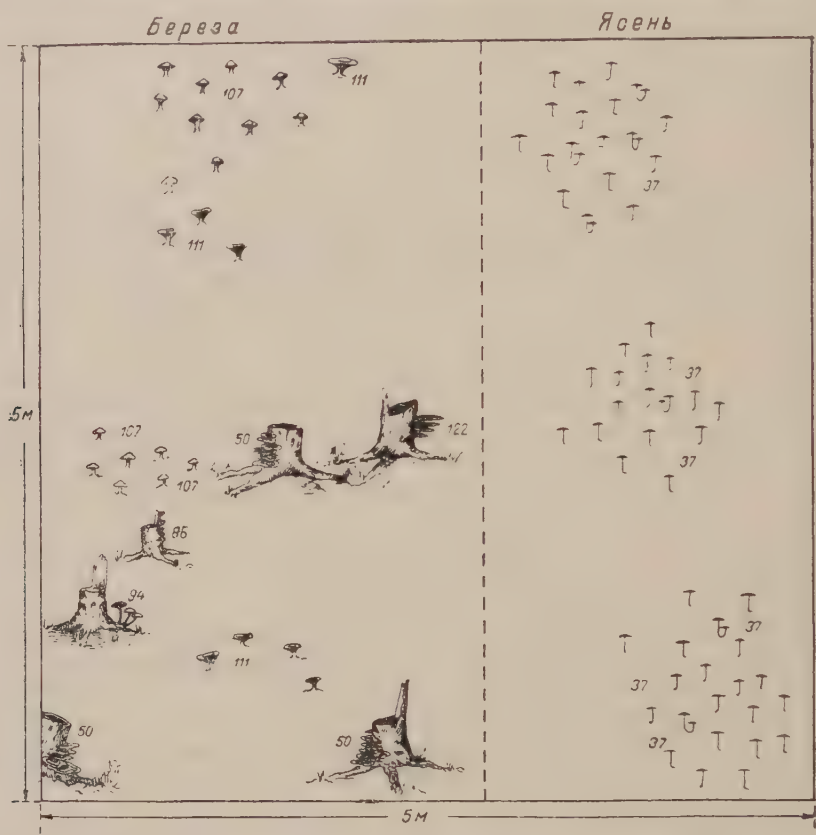


Рис. 21. Учетная площадка в питомнике (15 лет). Конец сентября.

ствие или слабое развитие паразитных грибов. С другой стороны необходимо отметить отсутствие ряда микоризных грибов (*Boletus*, *Amanita*), играющих столь значительную роль в питании деревьев.

Лесные полосы Хавской селекционной станции

Мы описали довольно подробно микофлору лесных полос в условиях Каменно-Степного оазиса.

По указанию В. В. Докучаева, полосы эти были посажены в самом центре засушливого района, где засуха и суховеи достигают особенной интенсивности. Интересно было, однако, сопоставить эти наблюдения с наблюдениями в лесных полосах, выращенных в других экологических условиях.

Мы имели возможность исследовать микофлору в смешанных лесных полосах из березы и сосны в Хавском районе Воронежской области. Насаждение это находится в 100 км от Института земледелия им. В. В. Докучаева. Полосы посажены 36 лет тому назад в качестве защитных вокруг обширного фруктового сада. Ширина этих полос не велика — около 6 м. Древостой образован несколькими рядами деревьев березы и сосны. В подлеске изредка встречается жимолость.

Полосы довольно ажурные, имеется травянистый покров, хотя и не очень обильный.

В момент обследования на учетной площадке были найдены: *Trifolium pratense*, *Plantago major*, *Arthemisia* sp., *Taraxacum officinale* и *Achillea millefolium*. Подстилка на учетной площадке состояла из смешанного опада листьев березы и хвои сосны (табл. 24).

Таблица 24

Анализ ситуации

Элементы подстилки	Вес (в г)	Элементы подстилки	Вес (в г)
Листья березы	3.1	Кора сосны	2.3
Семена березы	4.9	Обломки листьев и хвои < 2 мм	45.4
Черешки листьев березы	0.6	То же < 1 мм	52.5
Хвоя сосны	17.2	Мелкие пылевидные частицы	48.0
Веточки	11.0		

Распределение грибов на учетной площадке приводится в табл. 25 и на рис. 22. Из приведенной карты видно, что лесные полосы Хавской станции, несмотря на их небольшую ширину, — богаче грибами аналогичных лесных полос Каменной Степи. Особенно интересно отметить в полосе нахождение грибов, весьма обычных в естественных лесах и отсутствующих или встречающихся очень редко в лесных полосах Каменной Степи.

К таким видам относятся: *Amanita muscaria* (кв. II), *Boletus scaber* (последний встречается очень часто в березовых полосах Хавской станции и употребляется местным населением в пищу). *Amanitopsis fulva* и *Pholiota dura* не встретились на учетной площадке, но они довольно обычны в березовых полосах Хавской станции. Из более мелких форм следует обратить внимание на *Tricholoma myomyces* var. *albo-conicum*, найденную, как можно видеть из карты, в большом количестве.

Из грибов, связанных с сосной, нами были обнаружены *Boletus granulatus* и *Gomphidius viscidus*.

Помимо березовых полос, на Хавской селекционной станции имеется еще небольшой дубовый лесной массивчик, посаженный около 120 лет тому назад. Подробного обследования этого насаждения мы не приводим, но упоминаем о нем только потому, что большинство дубов в этом массиве заражено опенком и страдает резко выраженной суховершинностью. Очевидно, в условиях черноземной зоны опенок может хорошо развиваться, и отсутствие его в лесных полосах Каменной Степи еще не говорит за то, что этот гриб не способен вообще расти в лесных полосах степ-

той зоны. Кроме этого нами были обнаружены еще *Otidea incrassata*, *Peziza rufescens*, *Coprinus ephemerus*, *Sclerotinia acrantium*, *Collybia cirrhata*. Все эти виды были найдены и в лесных полосах Каменной Степи.

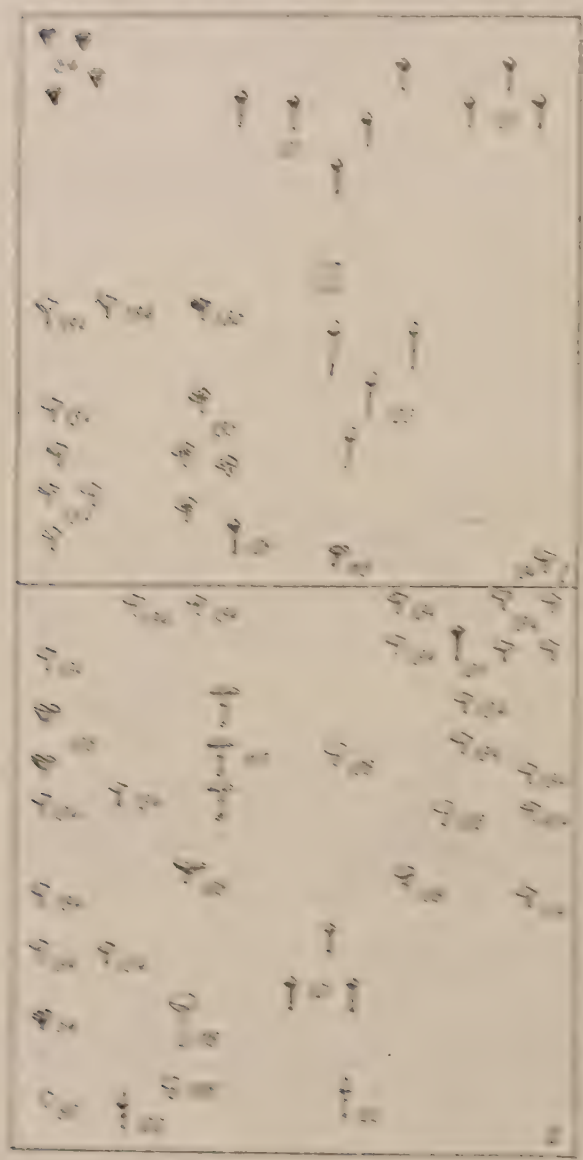


Рис. 22. Учетная площадка 5×10 м. в полосе Хавской лесомелиоративной станции (Область Оренбург).

Заканчивая на этом описание микофлоры лесных полос Хавской станции, можно отметить, что даже незначительное расстояние между двумя обследованными пунктами сказывается на количестве грибов, при этом, как и можно было ожидать, в более мягких климатических условиях микофлора развивается более обильно.

Здесь необходимо также отметить удивительную способность некоторых видов грибов следовать за древесными породами при насаждении их в степной зоне. Примерами могут служить *Boletus granulatus* и *Gomphidius viscidus*, найденные нами в небольшом количестве (несколько сот квадратных метров) в Каменной Степи на расстоянии многих десятков километров от сосновых массивов (рис. 23). Аналогичные наблюдения были сделаны в лесных полосах Хавской лесомелиоративной станции, где обнаружились бурые подосиновики. В лесных массивах Воронежской области, в не больших размерах посаженных, при отсутствии в окрестности вообще лесов из лиственницы, были отмечены присутствие *Boletus elegans*. Все эти наблюдения лишний убедительный, указывают на большую вероятность перенесения спор или мицелия грибов с семенами. Проведенные в лесных полосах наблюдения позволяют сделать следующие выводы:

1. Микофлора лесных полос значительно богаче микофлоры естественных дубрав. В лесных полосах отсутствует ряд видов *Cortinarius*, *Boletus*, *Lactarius*, весьма обычных в естественных лесах. С другой стороны, развитие грибов в полосах зависит от экологической обстановки

Таблица 25

Микофлора на средней площадке лесной полосы Хавской селекционной станции

Название гриба	№ гриба на карте	Найден в квадрате
Amanita muscaria (L.) Fr.	117	II
Boletus scaber (Bull.) Fr.	118	II
Cladosporum umbrinum Fr.	113	I на *Tricholoma cartilagineum*
Coprinus ephemerus Fr.	120	I
Gomphidius viscidus (L.) Fr.	121	I, II
Lactarius plumbeus (Bull.) Fr.	105	II
Lycoperdon oblongisporum B. et C.	80	II
Paneolus campanulatus (L.) Fr.	123	I, II
Paxillus involutus (Batsch.) Fr.	106	II
Psaliota campestris (L.) Fr.	109	II
Russula aeruginea Fr.	136	II
Rutstroemia firma Karst.	54	I, II
Tricholoma cartilagineum Fr.	135	I, II
Tricholoma myomyces var. *alboconicum* Lange	134	II.1

и, вероятно, от условий заражения, как это видно из описания микофлоры лесных полос Хавской селекционной станции, где были обнаружены виды, не встречавшиеся в полосах Каменной Степи.

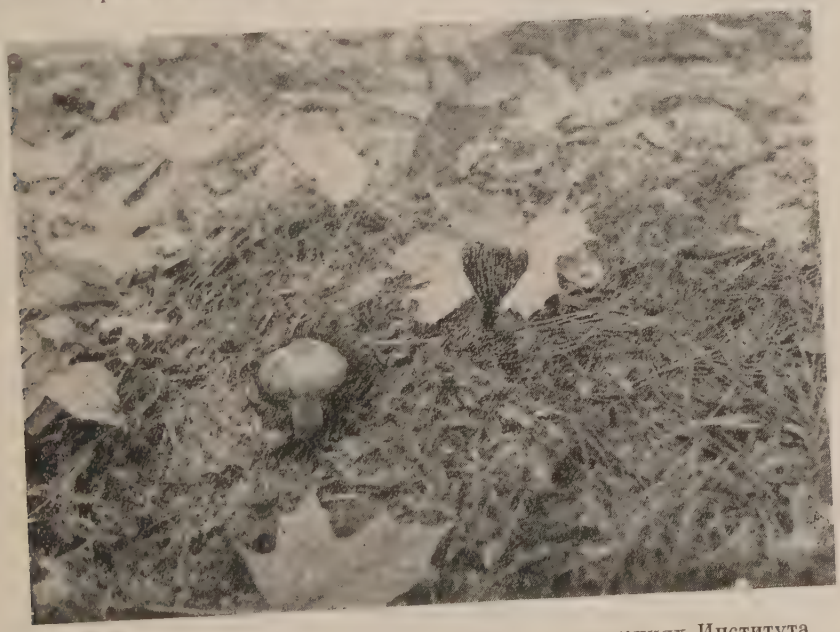


Рис. 23. *Gomphidius viscidus* в сосновых насаждениях Института земледелия им. Докучаева.

2. Анализ микофлоры лесных полос показал, что характер и состав грибных ассоциаций в значительной мере зависит от ширины этих полос.

В широких лесных полосах микофлора вообще носит лесной характер, в узких же развивается смешанная флора из лесных и степных видов.

3. Микофлора лесных полос производит впечатление некоторой неустойчивости; это объясняется тем, что в лесных полосах то появляются те или иные виды, то затем вновь исчезают, как, например, *Amanitopsis vaginata* в лесных полосах Каменной Степи.

4. Изучение микофлоры степей показало, что на травянистых остатках также развивается весьма своеобразная флора базидиальных грибов. Однако при насаждении лесных полос в степи только очень немногие из степных грибных форм переходят в полосы. К таким видам относятся: *Mycena flavo-alba*, *Lepiota excoriata* и *Psaliota campestris*.

5. Лесные полосы представляют собой совершенно новые своеобразные ценозы, создаваемые человеком. Здесь желательно по возможности учесть все факторы, могущие повлиять на насаждения. При ведении лесного хозяйства в полосах будет оставаться масса древесных остатков (пни, ветви, корни), которая непременно будет подвергаться распаду. Вопрос состоит в том, какие виды грибов будут осуществлять этот распад. Здесь могут появиться грибы весьма нежелательные, как, например, *Fistulina*, *Armillaria*, или, наоборот, безвредные, как *Polystictus versicolor*, *Hypholoma sublateritium* и др. Очевидно, если говорить о сознательном вмешательстве человека в течение природных процессов и направлении их в желательную сторону, то оно здесь должно выразиться во введении наиболее полезной флоры грибов и в предохранении леса от появления нежелательных видов.

6. Зараженность лесных полос различными паразитными грибами значительно уступает инфецированности естественных лесов, поэтому, очевидно, весьма важно создание известной охранной зоны вокруг естественных лесов, с тем чтобы затруднить переход паразитных грибов из естественных массивов в лесные полосы. В лесных полосах весьма важно вести непрерывное тщательное наблюдение за состоянием насаждений и немедленно уничтожать все появляющиеся очаги инфекции. В лесных полосах в степи, где древесина крайне дорога, легко добиться при содействии местного населения немедленного удаления зараженных деревьев из лесных полос. Лесные полосы Каменной Степи, где такая работа проводится регулярно, могут служить убедительным примером этого.

7. Сопоставление микофлоры естественных дубрав с микофлорой лесных полос показывает, что в естественных лесах развивается значительно больше видов микоризных грибов, чем в лесных полосах. Кроме того, наши наблюдения показали, что виды грибов, отсутствующие в одних лесных полосах, могут быть обнаружены в других, при сравнительно небольшом различии в экологических условиях.

На основании наших наблюдений можно привести следующие виды микоризных грибов, несомненно способных развиваться в лесных полосах.

Для дубовых полос это будет *Boletus subtomentosus*, *Scleroderma aurantium*, ряд видов *Russula*; для лесных березовых полос — *Lactarius plumbeus*, *Amanita muscaria*, *Amanitopsis vaginata*, *Boletus scaber* (не всюду); для сосны — *Boletus granulatus* и другие виды маслеников.

Глава IV

МЕЗОСКОПИЧЕСКИЕ ГРИБЫ

В предыдущих главах было дано описание флоры высших базидиальных грибов, принимающих участие в разложении лиственной подстилки в дубравах и полезащитных лесных полосах. Обилие мицелия

базидиомицетов, пронизывающего густой сетью лесную подстилку, особенно в период вегетации грибов, а также физиологические особенности этих организмов, обладающих сильными ферментативными свойствами, говорят за то, что в разложении подстилки, так же как и в разложении древесины, базидиомицеты играют существенную роль.

Однако здесь нужно иметь в виду, что подстилка представляет собой сложную смесь различных органических остатков (листьев, веточек, обломков древесины, коры и т. п.). Поэтому a priori можно предположить, что и в подстилке, так же как это было нами показано для древесины, процесс минерализации идет комплексно при участии разнообразных групп организмов.

В этом убеждает нас и внимательное исследование отдельных элементов подстилки, основную массу которых составляет лиственный опад.

Исследования эти показывают, что осенью еще на дереве, на желтеющих листьях, и на листьях травянистых растений в степи начинает развиваться весьма специфическая флора грибов, образующих темные точки по всей поверхности листа. Грибы эти, заметные простым глазом, мы объединили под названием «мезоскопических». С деятельности этих грибов и начинается распад листьев в лесу.

Грибы, развивающиеся на листьях дуба

Весной на дубовой листве, составляющей верхний слой подстилки, можно заметить простым глазом массу мелких черных точек. Эти образования представляют собой перитеции сумчатого гриба *Mycosphaerella punctiformis* Schr. Изучая распределение *Mycosphaerella punctiformis* в дубравах различных типов, мы пришли к заключению, что почти по всей обследованной нами площади листья оказываются зараженными этим грибом. Расширив район наших наблюдений, мы собрали материалы из Шипова леса и из лесных полос (черноземная зона), и здесь также были найдены на поверхности листьев перитеции *Mycosphaerella punctiformis*.

Кроме этого вида, на листьях дуба из подстилки были обнаружены: *Mycosphaerella maculiformis* Schr., *Naevia minutissima* Rehm и *Cladosporium herbarum* Link.

В лесных полосах Каменной Степи, как показали наши наблюдения, кроме *Mycosphaerella* на листьях дуба, очень распространен еще *Cladosporium*. В табл. 26 приводятся результаты подсчетов, дающие пред-

Таблица 26

Количество листьев с плодоношением грибов

Откуда взяты пробы	*Mycosphaerella punctiformis*	*Mycosphaerella maculiformis*	*Cladosporium herbarum*	Грибов нет
Дубняк снытевый (Заповедник) .	66	20	—	10
» крапивный (Заповедник) .	50	24	15	8
Сложный бор с дубом (Заповедник)	90	—	—	—
Молодой дубняк, возраст 15 лет (Заповедник)	80	—	—	—
Полоса № 40 (Институт земледелия им. В. В. Докучаева) . .	30	—	60	20

ставление о распространении отдельных видов на листьях дуба в разных экологических условиях. Пробы брались с $^1/_{16}$ м^2.

Из таблицы можно видеть, что в большинстве проб преобладает *Mycosphaerella*. Этот гриб редко встречался только в дубняке крапивном, где отмечено массовое засыхание дуба.

Кроме приведенных в таблице подсчетов, было просмотрено еще много проб из различных участков Воронежского заповедника, и всюду были найдены *Mycosphaerella punctiformis* и *Mycosphaerella maculiformis*.

Из рис. 24 можно получить представление о количестве перитециев на небольшом участке листа, зараженного этим грибом. В среднем оно достигает 500 на 1 см^2. Иногда встречаются и апотеции *Naevia minutissima*. На рис. 25 изображен кусочек листа, зараженный обоими видами.

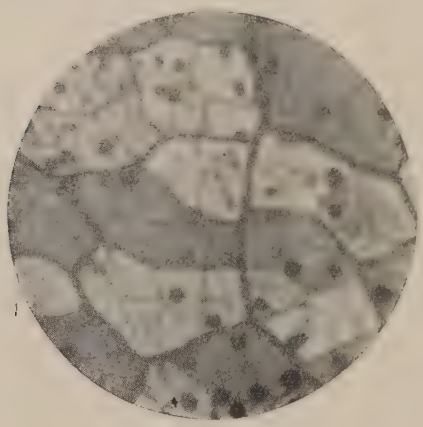


Рис. 24. Перитеции *Mycosphaerella punctiformis* на листе дуба; видны отдельные более светлые участки с выпавшей паренхимой.

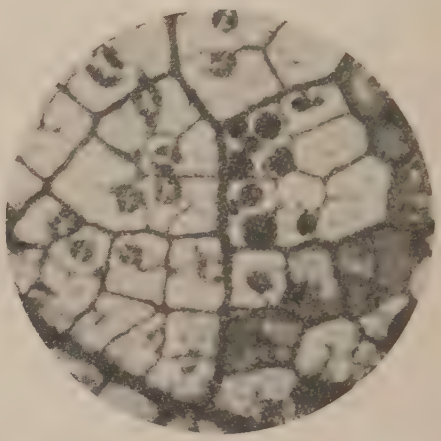


Рис. 25. Часть листа дуба с плодоношениями *Mycosphaerella punctiformis* (в правой стороне фотографии) и *Naevia minutissima* (в левой); под апотециями заметны обрывки эпидермы.

Для того, чтобы могло образоваться такое количество плодоношений гриба, мицелий его, очевидно, должен пронизывать всю ткань листа. При исследовании нужно, однако, иметь в виду, что мицелий *Mycosphaerella* не окрашен и установить его присутствие трудно.

Значительно более удобным объектом являются грибы с окрашенным мицелием (*Venturia*). Их описание будет приведено ниже.

Детальное исследование несовершенных стадий и соответствующих им сумчатых стадий грибов, развивающихся на листьях, имеется в работе Клебан (Klebahn, 1918); поэтому мы не останавливаемся подробно на этой стороне вопроса, а приведем только краткое описание развития *Mycosphaerella* на листьях дуба.

Осенью, ко времени листопада, на листьях дуба, уже пожелтевших, но находящихся еще на дереве, можно заметить массу зачатков перитециев *Mycosphaerella*. Механическая прочность листа в это время совершенно не нарушена. Опавшие листья мало изменяются в течение зимы. И после таяния снега плодоношения гриба остаются еще некоторое время в таком же недоразвитом состоянии.

Весной начинается процесс дальнейшего развития гриба и созревание перитециев.

Ко времени созревания перитециев, что происходит у нас в июне, механическая прочность листьев значительно снижается, лист теряет свою эластичность, легко ломается и покрывается массой мелких трещин. В течение июня происходит выбрасывание аскоспор из перитециев.

Грибы, развивающиеся на листьях клена

Осенью при потемнении листьев клена можно заметить в большинстве случаев на их поверхности массу мелких зеленоватых пятен. Пятна эти вызываются развитием мицелия *Mycosphaerella*.

В момент листопада зачатков перитециев еще нет. Их формирование происходит, очевидно, в течение поздней осени, а возможно и под покровом снега. Весной, после таяния снега, на листьях клена можно видеть типичную картину массового развития *Mycosphaerella punctiformis*. Вся поверхность листа покрывается огромным количеством перитециев этого гриба (рис. 26).

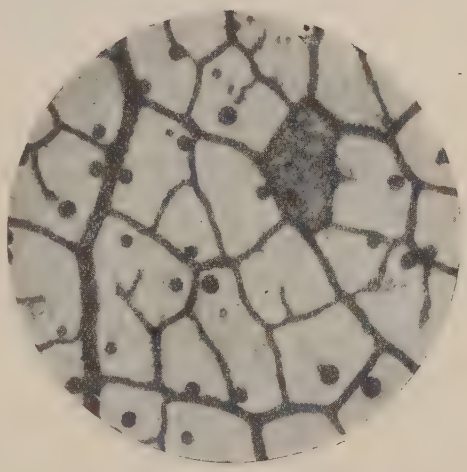


Рис. 26. Перитеции *Mycosphaerella punctiformis* на листе клена; паренхима выпала, остался только небольшой кусочек в середине.

Можно с уверенностью сказать, что найти весной лист без перитециев гриба очень трудно. Созревание перитециев происходит несколько раньше, чем на листьях дуба.

В конце мая можно уже найти сумки со зрелыми спорами, в июне происходит массовое выбрасывание спор. Пробы листьев клена исследовались нами из различных мест Воронежского заповедника, и всюду была найдена *Mycosphaerella*. Кроме *Mycosphaerella*, иногда на листьях клена встречается еще *Rhytisma acerinum*. Однако развитие этого паразитного гриба в обследованных нами участках весьма незначительно и, конечно, совершенно не может итти в сравнение с развитием *Mycosphaerella*.

Грибы, развивающиеся на листьях липы

Осенью на пожелтевших листьях липы можно заметить массу зеленоватых точек. Образование перитециев происходит, повидимому, так же как и у клена, на опавших листьях в течение поздней осени и зимы, так как весной после таяния снега листья липы покрыты массой перитециев. Созревание перитециев, так же как и у клена, происходит в течение мая, а в июне начинается выбрасывание спор.

Грибы, развивающиеся на листьях осины

Если на листьях дуба, клена и липы развиваются различные виды *Mycosphaerella*, то на листьях осины и березы появляются другие грибы.

Весной, после таяния снега, на листьях осины, находящихся в подстилке, не заметно никаких грибных плодоношений; листья сохраняют

свою прочность и окрашены в темный цвет. Только в начале мая у листьев осины в отдельных местах начинает слущиваться эпидермис вместе с кутикулой. В этих местах ясно выступают темные пятна.

При микроскопировании видно, что пятна эти вызываются скоплением мицелия, окрашенного в темнокоричневый цвет. В этих же местах можно видеть и массу перитециев *Venturia tremulae* Aderh. Так как мицелий этого гриба окрашен, то на листьях осины можно прекрасно видеть густую сеть грибного мицелия, пронизывающего лист (рис. 27 и 28).

В черных пятнах мицелий состоит из ширококлеточных, сильно ветвящихся спутанных в форме клубка гиф. Между черными пятнами мицелий состоит из более тонких прямых гиф, покрывающих также густой сетью лист.

Созревание перитециев у *Venturia* происходит несколько раньше, чем у *Mycosphaerella*, и в конце мая чаще всего имеется уже много зрелых

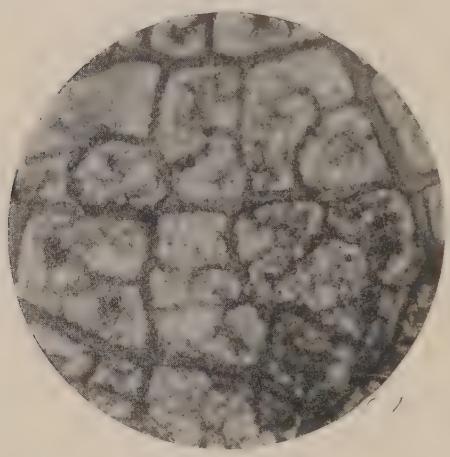


Рис. 27. Мицелий *Venturia tremulae* на листе осины (малое увеличение).

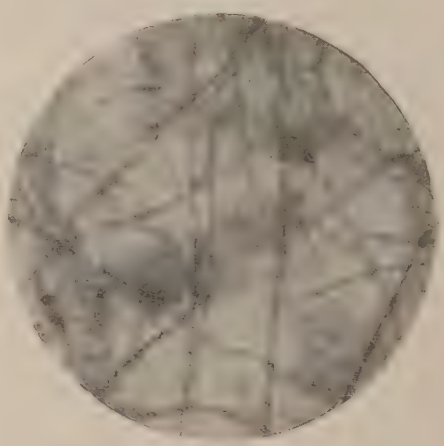


Рис. 28. Мицелий *Venturia tremulae* на листе осины (большое увеличение).

перитециев, выбрасывающих зеленовато-оливковые двухклеточные споры. В это время значительная часть эпидермиса слущивается и обнажается темнокоричневая паренхима, которая также постепенно начинает выпадать.

Заражение зеленых листьев осины происходит обыкновенно в конце мая, а в начале июня на молодых листьях осины можно заметить появление пятен *Fusicladium radiosum* Lind., который, как известно, представляет несовершенную стадию *Venturia tremula*.

Интересно отметить, что количество листьев, пораженных этим грибом, обычно не велико и совершенно не соответствует той массе листьев осины в подстилке, которая заражена сумчатой стадией этого гриба. Очевидно, и в данном случае происходит нечто аналогичное тому, что наблюдается у *Mycosphaerella*, т. е. в живых листьях происходит задержка развития мицелия до осени.

Развитие *Fusicladium* происходит на молодых, нежных листьях и, повидимому, задерживается на более старых. Осенью, в период листопада, инфецированные листья заметны сразу благодаря массе характерных черновато-коричневых пятен.

Пятна эти можно, однако, заметить только вскоре после опадения листьев, так как при побурении листа, что происходит в подстилке в течение нескольких дней, пятна сливаются с общим фоном листа и делаются почти незаметными. Формирование перитециев *Venturia* происходит в течение всей зимы до начала весны. Помимо *Venturia*, на многих листьях подстилки можно обнаружить целые участки, покрытые кустиками конидиеносцев *Cladosporium herbarum*, встречающегося очень часто на листьях осины.

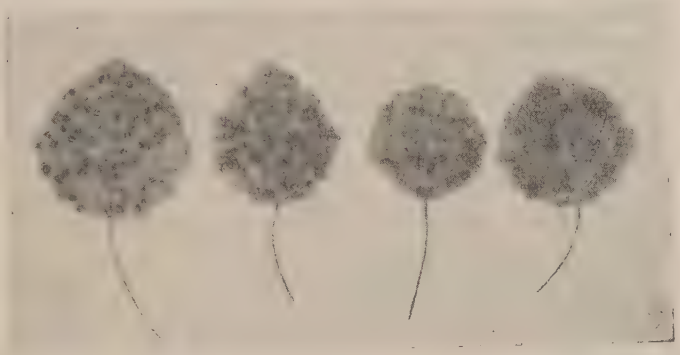


Рис. 29. Пятна от *Venturia tremulae* на листьях осины (в левой части снимка — непосредственно после листопада, в правой — лист, полежавший несколько дней на земле).

Грибы, развивающиеся на листьях березы

Аналогичную картину можно наблюдать и на листьях березы (рис. 30).

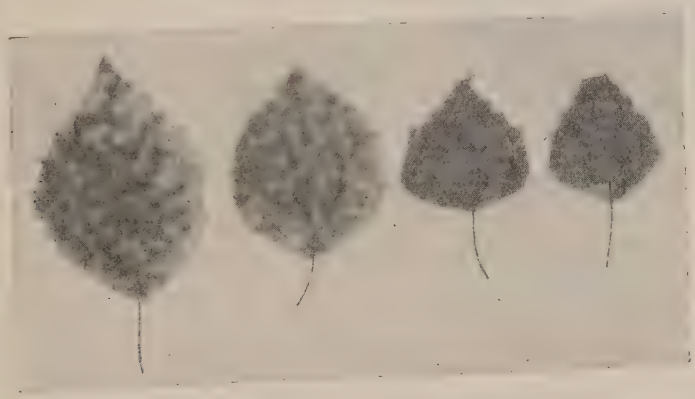


Рис. 30. Пятна от *Venturia ditricha* на листьях березы (в левой части снимка — непосредственно после листопада, в правой — листья, лежавшие на земле).

Весной опавшие листья березы имеют темнокоричневую окраску, очень прочны и так же, как на листьях осины, грибных плодоношений на них не заметно.

В начале весны начинается слущивание эпидермиса и появляются темные пятна *Venturia ditricha* (Fr.) Karst. Перитеции, скученные на этих

темных пятнах, созревают в течение мая, и в июне начинается выбрасывание спор.

Развитие перитециев ускоряется или замедляется в полной зависимости от экологической обстановки. Например, в лесу всегда можно найти участки, где снег сходит рано; при отсутствии дождей в этих местах подстилка быстро высыхает и процесс созревания перитециев приостанавливается.

Как можно было видеть на листьях клена, липы, дуба, в обследованных нами лесных массивах виды *Mycosphaerella* являются доминирующими.

Для листьев березы и осины наибольшее значение имеет *Venturia*. Кроме этих грибов, на листьях деревьев развивается еще очень много других видов (как, например, *Helotium* и др.), могущих быть причисленными к группе мезоскопических; мы отдельно на них не останавливаемся, так как в условиях леса они не так обильны.

Мезоскопические грибы степных подстилок

На остатках травянистой растительности в степи встречается также весьма богатая флора мезоскопических грибов (рис. 31).

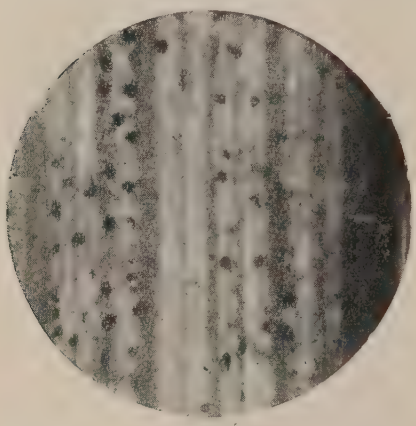


Рис. 31. Пикниды мезоскопических грибов на листе *Bromus*.

Здесь мы приводим виды грибов, найденные нами на типчаке, одном из наиболее распространенных растений в степи. На отмерших и еще не опавших листьях и стеблях типчака нами были найдены следующие виды: *Hendersonia silvatica* Fautr., *Septoria tritici* Desm., *Stagonospora subseriata* (Desm.) Sacc., *Ascochyta graminicola* Sacc.

Количество пикнид у перечисленных грибов огромно. Вся поверхность листьев покрыта массой плодоношений, причем в начале лета можно заметить энергичное спорообразование грибов. Чаще всего на типчаке встречаются: *Hendersonia silvatica*, *Septoria tritici*, *Stagonospora subseriata*.

Мы не приводим здесь количественных учетов степени зараженности листьев, отметим только, что найти в степи лист без плодоношений грибов почти невозможно.

Глава V

МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ГРИБЫ И БАКТЕРИИ

Методика

Разложение органических остатков в природе протекает в сложных смесях.

Для того чтобы разобраться в последовательности появления форм, участвующих в процессе распада, мы, по возможности, старались дифференцировать весь материал. В лесной подстилке можно выделить несколько слоев. Осенью, сейчас же после листопада, верхний слой ее со-

стоит из свежеопавшей листвы. Эта листва несет на себе флору бактерий и грибов эпифитов и специальную флору грибов, объединенных нами под общим названием «мезоскопических». Под свежеопавшей листвой лежит слой прошлогодних листьев, уже тронутых разложением. Увлажнение подстилки осадками вызывает обильное развитие грибов, что можно обнаружить даже невооруженным глазом. Слежавшиеся листочки пронизываются мицелием, образующим разнообразные пушистые и нитевидные налеты. Мицелий базидиомицетов часто определяется по наружному виду. В результате ферментации этого слоя (обозначаемого далее как Ao′) остается рыхлая масса, состоящая из мелких обломков листовых пластинок, чешуек и других растительных остатков (Ao″).

За этим слоем следует гумусовый горизонт (A_1), содержащий обрывки корешков травянистых растений, еще не успевших разложиться. Каждая из вышеописанных фракций подстилки и гумусовый горизонт исследованы нами отдельно.

Для определения физиологических групп бактерий употреблялись различные элективные среды. Методом разведений определялось количество бактерий в отдельных группах. Кроме элективных сред, посевы производились на обычные мясопептонные среды, откуда затем и был выделен ряд чистых культур.

Для определения аммонифицирующих бактерий применялись посевы на пептонную воду. Посев производился эмульсией в разных разведениях по методу Гильтнера.

Присутствие нитрификаторов определялось по образованию нитритов и нитратов в среде Омелянского.

Засевалось 0.5, 0.1 и 0.01 г исследуемого материала.

Для определения азотобактера применялись пластинки кремнекислого геля, пропитанные раствором минеральных солей с маннитом по Виноградскому.

Для учета денитрифицирующих организмов применялась среда Гильтая.

При выделении целлюлозоразрушающих бактерий применялась среда Гетчинсона и пластинки кремнекислого геля с фильтровальной бумагой, пропитанные раствором следующего состава:

Азотнокислый калий	4.0 г	Железо сернокислое	0.01 г
Калий фосфорнокислый двухзамещенный	1.0 »	Марганец сернокислый	0.01 »
Магний сернокислый	0.5 »	Мел	20.0 »
Натрий хлористый	0.5 »	Вода дистиллированная	200.0 »

На каждую чашку Петри наливалось 2 см³ кипящего раствора солей.

Засев производился эмульсией в разных разведениях и комочками.

Для выделения микроскопических грибов применялись посевы на элективные среды и на агаризованное сусло.

В качестве элективных сред для выделения грибов, разрушающих клетчатку, применялись пластинки кремнекислого геля с фильтровальной бумагой, пропитанной растворами минеральных солей. Применялось два вида растворов с источником азота в виде сернокислого аммония (соль физиологически кислая) и азотнокислого калия (соль физиологически щелочная).

Состав первого раствора:

Сернокислый аммоний	1.5 г	Железо сернокислое	Следы
Калий фосфорнокислый однозамещенный	1.0 »	Марганец сернокислый	»
Магний сернокислый	0.5 »	Вода дистиллированная	200.0 г

Состав второго раствора был тот же, что и для целлюлозоразрушающих бактерий, с той разницей, что мел не добавлялся. На каждую чашку Петри давалось 2 см³ раствора солей.

Посевы производились эмульсией из разных разведений и комочками.

При описании микрофлоры дубрав и степей в дальнейшем приводятся виды, выделенные нами при многократных высевах на питательные среды. Виды, встречавшиеся редко и не имеющие существенного значения в разложении растительных остатков, нами не приводятся.

Микроскопические грибы и бактерии дубрав

Эпифитная флора листьев

Листья, составляющие основную массу подстилки, падая на землю' приносят с собой специфическую флору микроорганизмов. Поэтому при изучении лесных подстилок первой задачей было исследование эпифитной флоры листьев. С этой целью листья собирались поздно осенью, во время листопада, непосредственно с деревьев. Собранные листья помещались в колбы со стерилизованной водой и взбалтывались в течение 10'. Из эмульсии делались посевы разных разведений на питательные среды.

В результате группового анализа бактерий было установлено наличие только гнилостных форм. Нитрификаторы, денитрификаторы (выделяющие газообразный азот), целлюлозоразрушающие бактерии и аэробные фиксаторы азота отсутствовали. Поскольку листья были собраны непосредственно с деревьев, до их соприкосновения с почвой, такой результат вполне понятен.

Помимо группового анализа, были сделаны посевы на мясопептонный агар и выделены культуры гетеротрофных бактерий, дающих рост на этой среде.

Обычно из посевов на МПА выделялись в большом количестве культуры палочек типа *Achromobacter*, второе место занимали пигментные формы типа *Flavobacterium* и *Pseudomonas*, изредка в небольшом количестве кокковые формы, преимущественно сарцины.

Споровые палочки ни разу не были выделены.

Здесь мы остановимся более детально на одной выделенной нами культуре, обладающей двумя пигментами. Это грамнегативная палочка, подвижная, образующая на агаре круглые выпуклые золотисто-желтые влажные колонии.

Кроме золотистого пигмента, не диффундирующего в окружающую питательную среду, эта культура выделяет зеленый флюоресцирующий пигмент, растворяющийся в питательной среде.

Таким образом, мы имели дело с двухпигментным видом *Pseudomonas*.[1]

Представляют интерес биологические особенности этой культуры.

В исходном посеве в чашках Петри обратил на себя внимание тот факт, что рост бактерий был подавлен благодаря развитию большого количества грибных колоний, исключение представляли колонии пигментной формы, вокруг которых была заметна ясно выраженная зона, свободная от грибов.

Об антагонистических свойствах бактериальных пигментов известно уже давно. Имшенецкий (1946) в своих работах по экологии пигментных

[1] Выделенная культура более всего сходна с *Pseudomonas graveolans* Migula, отличаясь от последней отсутствием способности разжижать желатину.

бактерий установил, что хромофорные пигменты микроорганизмов, не выделяемые клеткой в окружающую среду, предохраняют их от действия ультрафиолетовых лучей.

В противоположность этому, хромопарные пигменты, выделяемые клеткой в окружающую среду, не сообщают микроорганизмам повышенной устойчивости к ультрафиолетовым лучам, но обладают антагонистическим действием, способствуя угнетению жизнедеятельности других микроорганизмов.

Описываемый нами штамм обнаружен в таких экологических условиях, где наряду с действием солнечной радиации выступает фактор борьбы за существование благодаря развитию на поверхности листа различной бактериальной и в особенности обильной грибной флоры.

В результате взаимодействия этих двух факторов могли выработаться и защитные приспособления в виде пигментов двух типов — хромофорного и хромопарного, из которых первый является защитным от действия ультрафиолетовых лучей, второй играет роль антибиотика. Последнее предположение сомнений не оставляет, так как в тех посевах, где был обнаружен обильный рост описываемого микроорганизма, рост грибов был подавлен.

Для выделения флоры микроскопических грибов с листьев были применены посевы на агаризованное сусло и элективные среды с фильтровальной бумагой. Результаты представлены в табл. 27.

Таблица 27

Микроскопические грибы, выделенные с листьев

Название гриба	Среда, на которой гриб выделялся
Alternaria humicola Oudem.	Сусло, фильтровальная бумага.
Cladosporium herbarum Link[1]	То же.
Trichoderma lignorum Harz.	Сусло, фильтровальная бумага с кислым раствором солей.
Trichoderma Köningi Oudem.	То же.
Leptosphaeria sp.	Фильтровальная бумага с щелочным раствором солей.
Дрожжи	Агаризованное сусло.
Pullularia pullulans Berkh.	То же.

На агаризованном сусле обильный рост дают разнообразные формы быстро растущих плесневых грибов. Первое место здесь занимает *Cladosporium herbarum* и *Alternaria humicola* (рис. 32 и 33).

Кроме этих двух видов, постоянно выделяющихся с листьев, встречается еще ряд других грибов, как дрожжи, *Trichoderma lignorum* (рис. 34) и изредка виды *Penicillium*.

[1] При выделении культур этого гриба из различных субстратов мы наблюдали большие различия в характере роста, интенсивности окраски и т. д. Таким образом, *Cladosporium herbarum* надо, повидимому, рассматривать как сборный вид. В дальнейшем несомненно здесь будет установлен ряд совершенно различных форм. Пока же сделать это трудно, так как культуральные особенности *C. herbarum* еще мало изучены, а описания плодоношений на различных субстратах, имеющиеся в литературе, недостаточны для того, чтобы сделать такое разделение.

На средах с фильтровальной бумагой и синтетическим раствором солей появляются разноцветные, преимущественно бурые, черные и лиловые мицелиальные пятна.

Бурые пятна образуются культурами *Cladosporium* и *Alternaria*, причем на средах с бумагой быстро начинается довольно обильное споро-

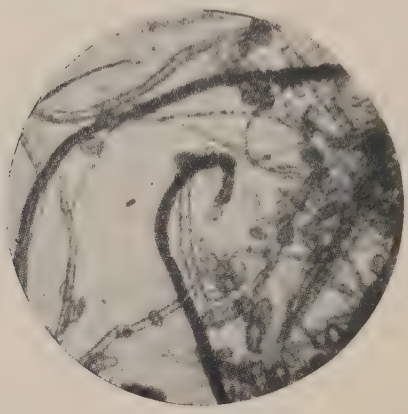


Рис. 32. *Cladosporium herbarum*. На фотографии видны споры и конидиеносцы.

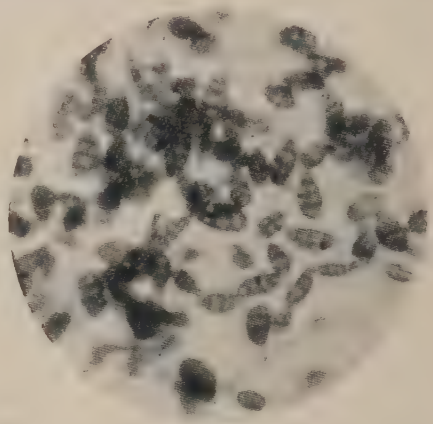


Рис. 33. *Alternaria humicola*. Споры гриба.

образование, в отличие от сусла, на котором наблюдается пышный рост вегетативного мицелия этих видов; спорообразование же идет медленнее, особенно у *Alternaria*.

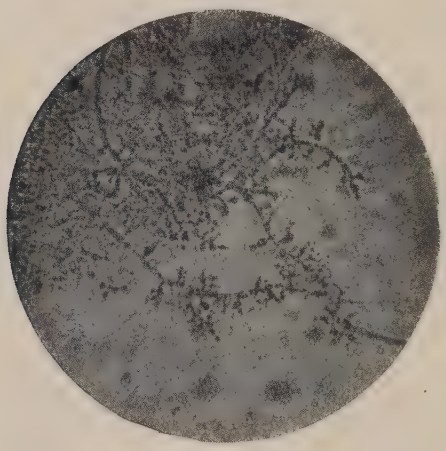


Рис. 34. *Trichoderma lignorum*. Конидиеносцы и конидии гриба.

На среде с фильтровальной бумагой и щелочным раствором солей нами была выделена культура сумчатого гриба *Leptosphaeria* sp. Мицелий этого гриба окрашивает бумагу в интенсивно лиловый цвет. В первых генерациях культура дает плодоношения в виде перитециев, содержащих сумки. Споры в сумках многоклеточные, серповидной формы. Способность давать плодоношения на фильтровальной бумаге этим видом быстро утрачивается и возобновляется только при посеве на листья.

Высевы на агаризованное сусло не дают положительного результата. Таким образом, выделенный гриб представляет строго специфическую форму, не дающую роста на обычных средах. Этим он отличается от *Alternaria* и *Cladosporium*, которые, наоборот, лучше растут на агаризованном сусле, чем на элективных средах с фильтровальной бумагой.

Подстилка и гумусовый горизонт

Такова в основном флора, выделенная нами с листьев, опадающих на землю. К этой флоре в дальнейшем, после листопада, присоединяются

микроорганизмы из подстилки, и с наступлением весны начинается энергичный распад листьев. В отдельных случаях наблюдается потемнение листьев, в других, наоборот, листья белеют, паренхима листа выпадает, разрушается сеть жилок и масса растительных остатков превращается в труху.

В гумусовом горизонте происходит биологическая аккумуляция продуктов распада подстилки.

При исследовании микрофлоры подстилки и гумусового горизонта пробы брались одновременно с обследованием высших базидиальных грибов, главным образом в участке снытевой дубравы (описание подстилки имеется на стр. 227).

Данные группового анализа бактериальной флоры показали следующее.

Гнилостные бактерии. Результаты посевов на пептонную воду[1] представлены в табл. 28 (посевы сделаны в два срока — летом и осенью).

Таблица 28

Гнилостные бактерии

Горизонт	Количество бактерий в 1 г	
	лето	осень
Ao′	10^7	10^8
Ao″	10^8	10^9
A_1	10^5	10^6

Из приведенных данных видно, что численность гнилостных бактерий может достигать весьма значительных размеров. Наибольшее количество бактерий обнаружено в слое Ao″, в гумусовом горизонте количество это довольно резко снижается.

Сезонные колебания в численности бактерий выражаются в увеличении их количества в осенний период по сравнению с летним.

Снижение количества гнилостных форм в гумусовом горизонте можно объяснить, с одной стороны, уменьшением белковых соединений по мере разложения органических остатков; с другой стороны, может иметь значение и токсическое действие продуктов обмена микроорганизмов, накопляющихся в гумусовом горизонте (Дикуссар, 1945).

Увеличение количества бактерий в осенний период по сравнению с летним может быть объяснено как притоком органических соединений из свежеопавшей листвы и отмирающего травянистого покрова, так и выпадением осадков.

Данные по нитрификации представлены в табл. 29. Из таблицы видно, что нитрифицирующие организмы были обнаружены в осенний период в почве и в нижнем слое подстилки, где количество нитрификаторов оказалось наибольшим. Положительный результат давали посевы из нижнего слоя подстилки, с количеством посевного материала от 0.5 до 0.1 г, в то время как посевы из почвы положительный результат давали только при количестве посевного материала в 0.5 г. В верхнем слое подстилки нитрифицирующих организмов не было обнаружено.

Летнее обследование показало присутствие нитрифицирующих организмов только в нижнем более разложившемся слое подстилки; положительный результат давали посевы от 0.5 до 0.1 грамма. В верхнем слое подстилки и в почве летом нитрификаторы не были обнаружены.

Сезонные колебания в содержании нитрифицирующих организмов в почве были отмечены рядом авторов: Фехер (Fecher, 1933), Ремезов,

---

[1] При оценке приведенных результатов надо иметь в виду, что величины, получаемые методом Гильтнера, которым мы здесь пользовались, превышают величины, получаемые методом пластинок.

Таблица 29

Нитрификация

Горизонт	Время года	Интенсивность нитрификации (в г)		
		0.5 г посевного материала	0.1 г посевного материала	0.01 г посевного материала
Ao′	Лето	—	—	—
	Осень	—	—	—
Ao″	Лето	+++	+	—
	Осень	+++	+++	
A_1	Лето	— —	—	—
	Осень	++	—	—

1938. Эти колебания зависят от совокупности целого ряда экологических условий: температуры, влажности, содержания в почве аммиака, что в свою очередь связано с деятельностью аммонифицирующих организмов, количеством органических веществ и т. д. В данном случае увеличение количества нитрифицирующих бактерий совпадает с усилением деятельности аммонификаторов в почве и в подстилке.

Полученные данные показывают, что в исследованных нами дубравах благодаря наличию двух групп бактерий — аммонифицирующих и нитрифицирующих — азотное питание растений протекает по типу смешанного аммонийно-нитратного питания.

Денитрификаторы. Результаты посевов на присутствие денитрифицирующих организмов представлены в табл. 30.

В ней приводятся данные в отношении истинных денитрификаторов, восстанавливающих нитраты до газообразного азота. Представители группы денитрификаторов могут быть обнаружены во всех слоях как в подстилке, так и в почве, причем в подстилке количество денитрификаторов больше, чем в почве.

Об интенсивности процессов денитрификации в естественных условиях в исследованных нами субстратах судить на основании одних посевов на питательные среды затруднительно, так как известно, что группа денитрифицирующих бактерий только в определенных условиях проявляет свойства восстанавливать азотную кислоту до газообразного азота (Ковровцева, 1929).

Азотобактер. При посеве на элективные среды азотобактер в почве дубравы был обнаружен в незначительном количестве. Как показали дальнейшие исследования, азотобактер особенно интенсивно развивался в ризосфере дуба.

Бактерии, разлагающие клетчатку. При минерализации органического вещества в лесу особое значение приобретает разложение лигно-целлюлозного комплекса. В отличие от других соединений (белков, жиров) соединения лигноцеллюлозы крайне стойки. Основными агентами, вызывающими расщепление этих соединений, являются грибы, обладающие мощным ферментативным аппаратом.

Бактерии, как известно, обладают очень слабо выраженной способностью разлагать лигнин.

При расщеплении грибами лигно-целлюлозного комплекса освобождается значительное количество клетчатки, в разложении которой участвует, повидимому, целая группа микроорганизмов — грибов и бак-

терий. В зависимости от экологических условий перевес должны иметь те или иные формы.

В табл. 31 приводятся результаты посевов на элективные среды с фильтровальной бумагой элементов подстилки и почвы.[1]

Из таблицы видно, что целлюлозоразрушающие бактерии обнаружены во всех горизонтах. В наибольшем количестве мы находим их в нижнем слое подстилки.

Сезонные колебания в количестве целлюлозоразрушающих организмов выражены незначительно.

Групповой анализ дает общее представление о бактериальных процессах, происходящих в почве дубрав.

Но для детального изучения динамики процессов минерализации растительных остатков необходимо подробно изучить организмы, принимающие в них участие, и получить чистые культуры для экспериментов, т. е., иными словами, необходимо систематическое изучение бактериальных форм.

Таблица 30

Денитрификация (выделение газообразного азота)

Горизонт	Количество бактерий в 1 г
Ao′	10^3
Ao″	10^3
A_1	10^2

Таблица 31

Целлюлозоразрушающие бактерии

Горизонт	Количество бактерий в 1 г	
	лето	осень
Ao′	10^3	10^3
Ao″	10^4	10^4
A_1	Нет	10

Для решения этой задачи нами изучались две важнейшие группы бактерий — гнилостные и целлюлозоразлагающие. Описание целлюлозоразлагающих бактерий, ввиду специфичности этой группы, представляет предмет отдельного исследования. Состав гнилостных бактерий, выделенных на мясо-пептонном агаре, из подстилки и почвы дубрав приводится ниже.

Различия в видовом составе бактерий подстилки и почвы можно видеть невооруженным глазом уже при просмотре пробирок с посевами на пептонную воду. В то время как посевы из подстилки дают на пептонной воде муть, часто сопровождающуюся зеленой флюоресценцией, посевы из почвы дают преимущественно поверхностный рост в виде хрупких пленок и осадка.

Микроскопически в первом случае обнаруживаются главным образом короткие бесспоровые грамнегативные палочки, во втором — спорообразующие бациллы. Таким образом, устанавливается определенная последовательность флоры бактерий, разлагающих белки. Более детальные данные дают посевы на мясопептонный агар.

Изучение культур, выделенных из отдельных фракций подстилки и почвы на МПА, показало, что в посевах из подстилки выделяются чаще

[1] Количественный учет по способу разведения для аэробных целлюлозоразрушающих бактерий в связи с особенностями роста этих организмов не дает точных данных, но некоторое представление о количественных взаимоотношениях в исследуемом материале все же можно получить, в связи с чем нами и проводились такие определения.

всего различные виды *Pseudomonas* и *Chromobacterium*. Споровые же формы, как *Bacterium mycoides* и *Bacillus cereus*, выделяются только в незначительном количестве, главным образом при посеве комочками; наоборот, в посевах из почвы неспороносные виды встречаются реже, основная же флора представлена спорообразующими формами — *Bacterium mycoides*, *Bacillus cereus* и некоторыми другими (табл. 32).

Таблица 32

Культуры, выделенные из отдельных фракций подстилки и почвы

Название культуры	Встречаемость по горизонтам		
	Ao′	Ao″	A_1
Pseudomonas chuikilliensis Chester	+++	+++	+
Pseudomonas nonliquefaciens (Eisenb.) Bergey	—	—	+
Pseudomonas liquida (Frankl. et Frankl.)	—	++	+
Micrococcus citreus Migula			—
Chromobacterium aurantiacum Frankl. et Frankl.	—	+	+
Chromobacterium violaceum (Bergonzini)	—	+	—
Bacterium Zopfii Kurth	—	+	—
Bacillus cereus Frankl. et Frankl.	+	+	+++
Bacterium mycoides Flügge	+	+	++
Bacillus agglomeratus Migula	—	—	+

Примечание. Определения даны по Красильникову (1949).

Эти данные, подтверждающие приведенные выше наблюдения о сукцессии видов бактерий, разлагающих белки по отдельным горизонтам, совпадают с данными, полученными нами для хвойных лесов, а также с результатами экспериментальных исследований ряда авторов по разложению растительных остатков (Мишустин и Тимофеева, 1944; Красильников и Никитина, 1945).

Микроскопические грибы. Параллельно с изучением бактериальной флоры проводилось исследование флоры микроскопических грибов.

Для их выделения производились посевы из разных горизонтов на агаризованное сусло и гелевые пластинки с фильтровальной бумагой, пропитанной раствором минеральных солей (pH растворов 7.2 и 5.0).

Результаты посевов представлены в табл. 33, 34, 35.

Как видно из табл. 33, большинство видов из верхнего слоя подстилки (Ao′) было выделено на агаризованном сусле. К культурам, хорошо развивающимся на фильтровальной бумаге, относятся *Trichoderma lignorum*, *Phoma* и *Penicillium sulphureum* (рис. 36).

Горизонт Ao″ представляет нижний слой подстилки из массы полуразложившихся и разложившихся растительных остатков — в основном состоящей из листьев дуба с примесью листьев липы и клена.

Результаты посева представлены в табл. 34.

Из приведенного списка видно, что состав грибов в этом горизонте значительно отличается от микофлоры листьев: целый ряд грибов, характерных для листьев и верхнего горизонта подстилки, исчезает, появляются новые виды, из которых следует отметить *Tieghemella Tieghemii* (рис. 37, 38, 39), очень обильно развивающуюся на агаризованном сусле, и *Myco-*

Таблица 33

Микофлоры верхнего слоя подстилки

Название гриба	Питательная среда
Alternaria humicola Oudem	Сусло.
Cladosporium herbarum Link.	»
Trichoderma album Preuss.	»
Trichoderma lignorum Harz. (рис. 34) . .	Фильтровальная бумага с кислым раствором солей.
Mucor Ramannianus Möller (рис. 35) . .	Сусло.
Pullularia pullulans Berkh.	»
Fhoma sp.	Фильтровальная бумага со щелочным раствором солей.
Penicillium sulphureum Sopp. (рис. 36). .	То же с кислым раствором солей.
Penicillium puberulum Bainier	Сусло.

gone nigra (рис. 40) — вид, постоянно выделяемый из нижнего слоя подстилки на средах с фильтровальной бумагой и раствором минеральных солей.

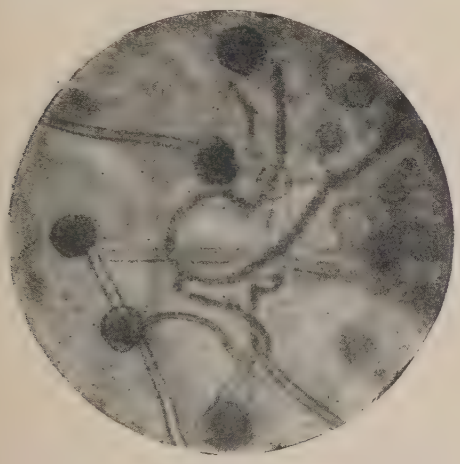


Рис. 35. *Mucor Ramannianus.* Спорангиеносцы.

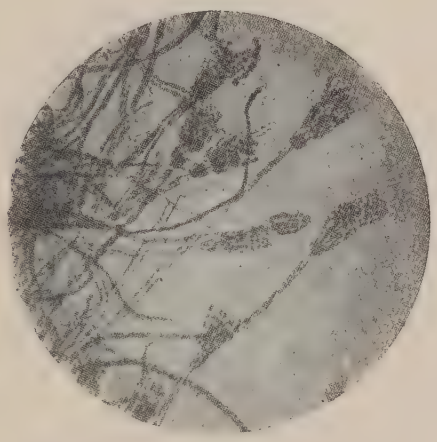


Рис. 36. *Penicillium sulphureum.* Конидиеносцы.

Общее количество выделенных видов невелико, хотя рост в чашках Петри получается обильный. Здесь нужно принять во внимание то обстоятельство, что нижний слой подстилки является субстратом, на котором развивается мицелий базидиомицетов, выделение же чистых культур этих грибов при помощи обычных методов большей частью не удается, так как медленно растущий мицелий базидиальных грибов заглушается плесенями.

Гумусовый горизонт является почвенным слоем, где, с одной стороны, происходит аккумуляция продуктов распада подстилки, с другой — осуществляется распад отмирающих частей корневой системы травянистой и древесной растительности.

Таблица 34

Микофлора нижнего слоя подстилки

Название гриба	Питательная среда
Tieghemella Tieghemii Naumov	Сусло.
Penicillium kiliense Weidem.	»
Paecilomyces varioti Bainier	»
Trichoderma lignorum Harz.	Фильтровальная бумага с кислым раствором солей.
Mycogone nigra (Morg) Jens.	То же со щелочным раствором солей.
Мицелий с пикнидами	То же.

Из этого горизонта, как видно из табл. 35, был выделен ряд видов *Penicillium (Paecilomyces varioti, Penic. biourgenianum)*, *Tieghemella Tieghemii*, *Mucor silvaticus*, *Aspergillus oryzae*, *Asperg. restrictus*, *Trichoderma lignorum* и, наконец, *Mycogone nigra*.

Сопоставляя данные микологического анализа по отдельным горизонтам, можно видеть определенную последовательность появления гри-

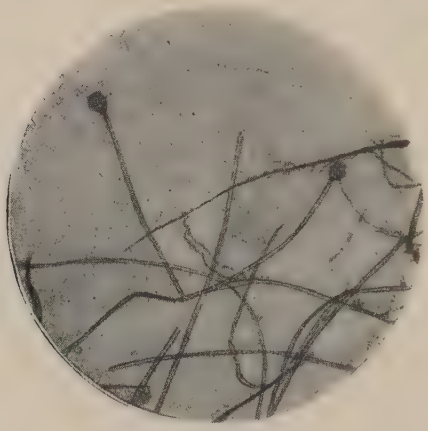


Рис. 37. *Tieghemella Tieghemii*. Мицелий гриба и спорангии.

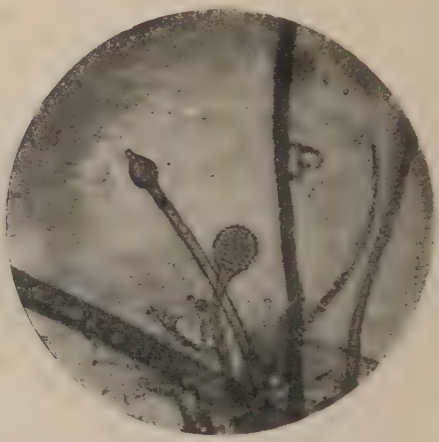


Рис. 38. *Tieghemella Tieghemii*. *Columela* с сосковидным кончиком.

бов по фазам распада. В начальной фазе преобладают *Cladosporium* и *Alternaria*, из специфических целлюлозоразлагающих организмов — сумчатые формы. Затем появляются представители рода *Penicillium*. В качестве целлюлозоразрушающих форм наибольшее распространение имеют *Trichoderma lignorum*, *Mycogone nigra* и виды *Phoma*, в то время как *Cladosporium* и *Alternaria* почти исчезают.

Наконец, гумусовый горизонт характеризуется обильным развитием мукоровых *Mucor silvaticus*, *Tieghemella Tieghemii* и появлением видов *Aspergillus*. Целлюлозоразрушающие формы здесь, как и в слое ферментации, представлены *Trichoderma lignorum* и *Mycogone nigra*.

Обычно при изучении почвенной грибной флоры применяется в качестве стандартной среды агаризованное сусло. Из опытов, описанных выше, можно видеть, что использование гелевых пластинок с фильтро-

Таблица 35

Микофлора гумусового горизонта

Название гриба	Питательная среда
Paecilomyces varioti Bainier	Сусло.
Penicillium Biourgenianum Zalesk.	»
Tieghemella Tieghemii Naumov	»
Mucor silvaticus Hagem.	»
Aspergillus oryzae Cohn.	»
Aspergillus restrictus S. Smith.	»
Trichoderma lignorum Harz.	Фильтровальная бумага с кислым раствором солей.
Sporotrichum laxum Nees.	То же со щелочным раствором солей.
Mycogone nigra (Morg.) Jens.	То же.

вальной бумагой и минеральными солями позволяет выявить ряд специфических видов, развитие которых на сусле подавляется. Интересно отметить, что обильный рост дают посевы на фильтровальной бумаге

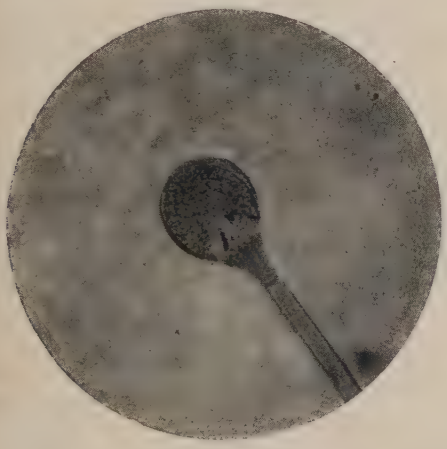


Рис. 39. *Tieghemella Tieghemii*. Молодой спорангий (через оболочку просвечивает *columela*).

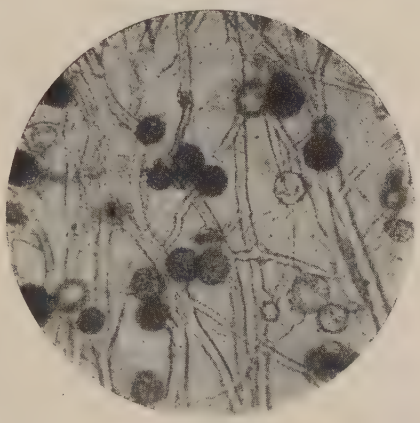


Рис. 40. *Mycogone nigra*. Мицелий и конидии.

с физиологически щелочным раствором солей, где, помимо бактериальных форм, развиваются преимущественно несовершенные грибы типа *Chaetomella*, *Mycogone*. Пикнидиальные грибы дают своеобразный рост на бумаге, окрашивая ее в разные оттенки от бурого и серого до черного цвета. При этом бумага не ослизняется, но делается как бы кожистой и ломкой. Другие грибы, как *Trichoderma*, некоторые виды *Penicillium*, *Chaetomium*, при своем развитии слегка ослизняют бумагу и делают ее рыхлой.

Микрофлора степи (залежь)

Нами приводится здесь краткая характеристика микроорганизмов целинной степи и культурных полей Института земледелия

им. В. В. Докучаева. Конечно, полноценное изучение этих биокомплексов требует самостоятельных обширных исследований.

Здесь мы приводим полученные предварительные данные, так как они могут пролить свет на формирование микрофлоры лесных полос, насаждение которых проводится как на распаханных окультуренных участках, так и в степи.

Для исследования был выбран участок некошеной степи с типчаком. Посевы были сделаны из верхнего слоя подстилки, состоящего из отмерших трав, следующего «основного слоя ферментации» и гумусового горизонта на глубине 10 см.

Результаты осенних посевов приводятся ниже (описание подстилки см. на стр. 246).

Гнилостные бактерии. Как уже выше было указано, для выявления группы аммонификаторов применялся посев на пептонную воду. Результат представлен в табл. 36. Оказалось, что в разлагающихся травянистых растительных остатках количество гнилостных бактерий больше, чем на листьях и в лесной подстилке.

Таблица 36

Гнилостные бактерии

Горизонт	Разведения
Ao′	10^9
Ao″	10^9
Ao_1	10^6

Таблица 37

Нитрификация

Горизонт	Интенсивность нитрификации		
	0.5 г посевного материала	0.1 г посевного материала	0.01 г посевного материала
Ao′	—	—	—
Ao″	+++	+	—
Ao_1	++	—	—

В почве количество гнилостных бактерий, так же как в лесных ассоциациях, резко снижается.

Нитрификаторы. Из табл. 37 видно, что в верхнем слое подстилки, состоящем из неразложившихся травянистых остатков, содержащих большое количество органического вещества, процесс нитрификации не идет; в нижнем слое, где процесс распада протекает более интенсивно, обнаружены нитрифицирующие организмы, так же как и в гумусовом горизонте, причем в подстилке нитрификация выражена несколько более интенсивно.

Азотобактер. При посеве на гелевые пластинки с элективной средой азотобактер не был нами обнаружен.

Денитрификаторы. Результаты анализов на присутствие этой группы приведены в табл. 38.

Как видно из данных анализа, микроорганизмы из группы истинных денитрификаторов найдены в нижнем слое подстилки и в почве (гумусовый горизонт), причем в почве обнаружено незначительное их количество.

Целлюлозоразлагающие бактерии. Результаты посева на среды с фильтровальной бумагой представлены в табл. 39.

Из таблицы видно, что рост целлюлозоразрушающих бактерий обнаружен во всех исследованных горизонтах, причем в подстилке количество их достигало значительных размеров.

Приведенные материалы дают общую характеристику важнейших физиологических групп бактерий. Так же, как и при описании дубрав, помимо группового анализа, приводим видовой состав флоры гнилостных бактерий. Для выделения чистых культур и их изучения производились посевы на мясопептонный агар. Посевы производились из отдельных фракций подстилки и из гумусового горизонта почвы. Здесь можно было

Таблица 38

Денитрификация. Выделение газообразного азота

Горизонт	Количество бактерий в 1 г
Ao′	—
Ao″	10^4
A_1	10^2

Таблица 39

Целлюлозоразрущающие бактерии

Горизонт	Количество бактерий в 1 г
Ao′	10^3
Ao″	10^5
A_1	10^2

отметить те же закономерности, что и в посевах на пептонную воду, а именно преобладание грамнегативной аспорогенной флоры в посевах из подстилки и споровых бациллярных форм из почвы (табл. 40).

Микроскопические грибы. Для изучения микроскопических грибов в степи нами производились посевы из подстилки и гумусового горизонта почвы на агаризованное сусло и на элективные среды для выделения целлюлозоразлагающих грибов. Посевы производились в многократной повторности. Материал брался весной, после таяния снега, и осенью.

Таблица 40

Культуры, выделенные из отдельных фракций подстилки и почвы

Название культуры	Встречаемость по горизонтам		
	Ao′	Ao″	A_1
Pseudomonas herbicola (Bourri et Dugg.)	+++	++	—
Pseudomonas chuikiliensis Chester	++	+	—
Pseudomonas fluorescens Migula	—	++	+
Achromobacter sp.	—	+	+
Flavobacterium sp.	—	—	+
Serratia sp.	+	—	—
Bacillus cereus Frankl. et Frankl.	—	++	++
Bacterium mycoides Flügge	—	+	++
Bacillus mesentericus niger Lunt.	—	+	—
Bacillus mesentericus vulgatus Flügge	—	—	+
Bacillus megatherium De-Bary	—	—	+

При посеве верхнего слоя подстилки выделялись обычно следующие формы: *Sordaria discospora* Niess., *Ascohyta graminicola* Sacc., *Cladosporium herbarum* Link, *Phoma* spec. Приведенный здесь перечень видов

отнюдь нельзя считать исчерпывающим для характеристики грибной флоры трав.

Мы уже указывали при описании мезоскопических грибов на разнообразие видов грибов, встречающихся на высших растениях. Эти мезоскопические грибы собственно и составляют основную массу микофлоры сухих трав; однако при применении обычных стандартных методов посева они большей частью не вырастают — либо потому, что забиваются обычными, быстро растущими плесневыми грибами, либо потому, что в момент посева отсутствуют их споры. Здесь происходит то же, что и с базидиомицетами, культуры которых из подстилки удаются очень редко.

Для выделения этих грибов на искусственных питательных средах необходимо применение специальных методов проращивания изолированных спор в висячих каплях, влажных камерах и т. п.

Из перечисленных видов наибольшее значение имеет *Ascochyta*, выращивание которой довольно легко удается на средах с сусло-агаром, а также *Cladosporium herbarum*, постоянно встречающийся на засохших травах.

Из нижнего слоя подстилки выделены следующие виды микроскопических грибов: *Penicillium jantinellum* Biourge, *Penicillium canescens* Sopp., *Tieghemella Tieghemii* Naumov, *Trichoderma album* Preuss, *Chaetomella oblonga* Fuckel., *Botrytis densa* Ditmar., *Actinomyces* sp.

Флора слоя «ферментации» резко отличается от верхнего слоя подстилки и характеризуется появлением ряда новых видов: большинство из них, как *Penicillium jantinellum*, *Chaetomella oblonga*, *Actinomices* sp., *Trichoderma album.*, обладает способностью разрушать клетчатку.

В посевах из гумусового горизонта были выделены следующие виды: *Penicillium jantinellum* Biourge, *Mycelium sterilis*, *Trichoderma album* Preuss, *Stysanus microsporus* Sacc., *Tieghemella Tieghemii* Naumov, *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berthold, *Phoma humicola* Gill. et Ab.

Как можно видеть, многие из приведенных в списке видов были также найдены в слое «ферментации», однако появляются и новые формы, как *Stysanus*, *Verticillium*; большинство выделенных видов обладают способностью разлагать клетчатку.

Микрофлора полей

Образцы для анализов были взяты на полях Института земледелия им. В. В. Докучаева в следующих точках:

поле № 1 — под яровой пшеницей в степи;
» » 5 — под паром в степи;
» » 4 — под яровой пшеницей среди лесных полос;
» » 7 — под паром среди лесных полос.

Материал для исследования был взят осенью (почвенные пробы брались с глубины 10 см).

Гнилостные бактерии. Результаты посевов на пептонную воду представлены в табл. 41.

Как видно из таблицы, наибольшее количество аммонифицирующих организмов было обнаружено в поле № 5 (под паром в степи) и наименьшее — в поле № 4 (среди лесных полос под пшеницей). В обоих случаях, т. е. в полях, расположенных в степи и среди лесных полос, влияние пара сказывается в увеличении общего количества бактерий.

Посевы на МПА показали, что флора исследованных полей довольно разнообразна. В общем наблюдалось преобладание споровых форм, но

в отдельных случаях, как это имело место в пробах из поля № 1 (под яровой пшеницей в степи), можно было обнаружить в значительном количестве неспороносную палочку с желтым пигментом.

Таблица 41

Гнилостные бактерии

Название пробы	Количество бактерий в 1 г
Поле № 1	10^6
» » 5	10^7
» » 4	10^4
» » 7	10^5

Таблица 42

Нитрификация

	Интенсивность нитрификации		
	0.5 г посевного материала	0.1 г посевного материала	0.01 г посевного материала
Поле № 1 . .	+++	+	—
» » 5 . .	+++	++	—
» » 4 . .	+++	—	—
» » 7 . .	+++	++	—

В составе спороносной бациллярной флоры отмечено значительное число колоний типа *Bacillus mesentericus*, с бурой пигментацией и бесцветных, а также *Bacillus megatherium*.

Нитрификаторы. Данные по нитрификации представлены в табл. 42.

Из таблицы можно видеть, что нитрифицирующие организмы найдены во всех почвенных образцах, причем интенсивность их развития в посевах из почвы с полей под паром несколько бо́льшая.

Таблица 43

Денитрификация (выделение газообразнего азота)

Место взятия пробы	Количество бактерий в 1 г
Поле № 1	10^4
» » 5	10^3
» » 4	10^3
» » 7	10^2

Таблица 44

Целлюлозоразлагающие бактерии

Место взятия пробы	Количество бактерий в 1 г
Поле № 1	10^2
» » 5	10^4
» » 4	10^2
» » 7	10^3

Денитрификаторы. Результаты посевов на среду Гильтая даны в табл. 43.

Как видно из таблицы, группа истинных денитрификаторов обнаружена во всех почвенных образцах, наибольшее количество обнаружено в посевах из поля № 1 и наименьшее в посевах из поля № 7 (под паром среди лесных полос).

Азотобактер. Посевы на азотобактер выявили обедненность почв этим микроорганизмом. Единичные колонии были обнаружены в полях №№ 1 и 5.

Целлюлозоразлагающие бактерии. Результаты посевов на элективные среды с фильтровальной бумагой даны в табл. 44.

Из таблицы можно видеть, что целлюлозоразрушающие бактерии обнаружены во всех почвенных образцах. Общее их количество неве-

лико. Более энергичный рост можно было обнаружить в посевах, взятых из полей под паром.

Микроскопические грибы. При посевах на элективные среды и на агаризованное сусло из почвы полей были выделены сле-

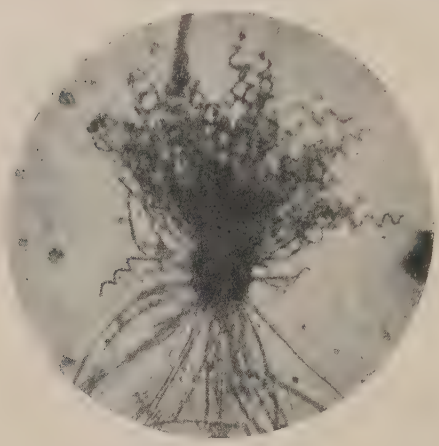


Рис. 41. *Chaetomium setosum*. Видны перитеции с волосками двух типов — прямыми и спиральными.

Рис. 42. *Chaetomium setosum*. Молодой перитеций раздавлен, видны выходящие споры.

дующие формы: *Chaetomium setosum* Bain (рис. 41, 42), *Chaetomium affine* Corda, *Chaetomium elatum* Kunze (рис. 43), *Rhisopus nigricans* Ehrenberg, *Penicillium* sp., *Phoma* близкая к *Phoma vicina*, *Sporostrichum laxum* Nees., *Aspergillus* sp., *Fusarium roseum* Link, *Micelium sterilis*, *Acrostalagmus cinnabarinus* Corda, *Trichoderma lignorum* Tode, *Cladosporium herbarum* Link.

Рис. 43. *Chaetomium elatum*. Перитеции на волокнах бумаги; хорошо видны верхние ветвящиеся волоски и нижние гладкие прямые.

Наиболее характерным для микрофлоры окультуренных почв является постоянное присутствие в изобилии видов *Chaetomium*, развивающихся на средах с клетчаткой и играющих несомненно большую роль в разложении органических остатков в полевых почвах, а также постоянное нахождение видов *Aspergillus* и *Rhisopus*.

Естественно возникает вопрос, чем можно объяснить особенности микрофлоры окультуренных почв. Здесь в первую очередь надо обратить внимание на характер растительных остатков, попадающих в почву.

Из растительных остатков в полях очень большое значение имеет солома злаков, запахиваемая как в форме пожнивных остатков, так и в форме навоза.

Нами была обследована на полях Института земледелия им. В. В. Докучаева пшеничная солома в разных стадиях разложения. Исследо-

вания показали, что в течение первого года на соломе можно найти остатки спор ржавчинных и пикниды не установленного вида из несовершенных грибов, затем массовое развитие мицелия и кустики конидиеносцев *Cladosporium herbarum*.

На второй год микрофлора меняется: появляется основной разрушитель соломы *Chaetomium elatum*, перитеции которого покрывают в большом количестве стебли соломы. Количество *Cladosporium* уменьшается. Изредка попадаются конидиеносцы *Penicillium*.

На третий год большинство перитециев *Chaetomium* уже разрушено, споры и сумки этого вида встречаются редко, увеличивается количество *Penicillium*.

Вопрос о том, какая микрофлора развивается в почве в связи с наличием в ней подземных и надземных растительных остатков, представляет собой большой интерес и требует дальнейших детальных исследований. До сих пор при изучении окультуренных почв главное внимание микробиологов было обращено на бактериальную флору, грибы же если и упоминались, то большей частью только мимоходом.

Приведенные здесь ориентировочные данные представляют только первый этап работы, однако они дают уже некоторое представление о характере и составе этой микрофлоры и показывают, какие виды грибов играют здесь наибольшую роль.

Микрофлора лесных полос Института земледелия им. В. В. Докучаева

Пробы для микробиологического анализа были взяты в полосе № 40 на учетной площадке, описанной в главе III (стр. 252).

Результаты группового анализа приведены в табл. 45 и 46.

Из таблиц видно, что количество гнилостных, а также целлюлозоразрушающих бактерий в подстилке приблизительно колеблется в пределах, наблюдавшихся в дубравах; денитрифицирующие и нитрифицирующие бактерии были обнаружены в несколько большем количестве.

Таблица 45

Групповой анализ

Горизонт	Количество бактерий в 1 г		
	гнилостные бактерии	денитрифицирующие	целлюлозоразрушающие бактерии
Ao′	10^8	10^5	10^3
Ao″	10^8	10^6	10^3
A_1	10^5	10^6	10^2

Изучение видов гетеротрофных бактерий в настоящее время еще не закончено, и поэтому данные эти здесь пока не приводятся.

Состав микроскопических грибов по горизонтам при посеве на сусло и элективные среды с фильтровальной бумагой приводится в табл. 47.

В отличие от видового состава высших грибов видовой состав микроскопических грибов весьма разнообразен. Интересно, что здесь присутствуют как формы повсеместно распространенные, к которым можно отнести, например, *Cladosporium herbarum*, так и формы, специфические для леса, с одной стороны (*Penicillium Biourgenianum*, *Mycogone nigra*, *Trichoderma lignorum*), и для степи — с другой (*Chaetomium setosum*, *Penicillium lilacinum*).

На основании приведенных в этой главе материалов можно сделать следующие выводы: среди микроскопических грибов и бактерий можно

Таблица 46

Нитрификация

Горизонт	Интенсивность нитрификации		
	0.5 г посевного материала	0.1 г посевного материала	0.01 г посевного материала
Ao′	+++	++	—
Ao″	+++	+++	—
A_1	+++	+++	—

Таблица 47

Микроскопические грибы, выделенные из полосы № 40

Название гриба	Горизонт	Питательная среда
Cladosporium herbarum Link	Ao′	Сусло.
Penicillium Biourgenianum Zal.	Ao′	»
Penicillium aurifluum Biourge	Ao″	»
Penicillium tardum Thom	Ao″	»
Penicillium lilacinum Thom	Ao″	»
Penicillium sulphureum Sopp.	A_1	То же
Chaetomella oblonga Fuckel	Ao′	Фильтровальная бумага со щелочным раствором солей.
Aspergillus candidus Link	Ao″	Сусло.
Rhizopus nigricans Ehrenb.	Ao″	»
Phoma sp.	Ao″	Фильтровальная бумага со щелочным раствором солей.
Sporotrichum laxum Nees.	Ao″ — A_1	То же с кислым и щелочным раствором солей.
Dicoccum asperum Corda	Ao″ — A_1	То же
Trichoderma lignorum Harz.	Ao″ — A_1	То же с кислым раствором солей.
Chaetomium setosum Bain.	A_1	» »
Mycogone nigra (Morg) Jens	A_1	» »

установить две группы. К одной группе относятся микроорганизмы, питающиеся легко разлагающимися органическими веществами, распространенными повсеместно, вследствие чего и представители этой группы встречаются в самых разнообразных экологических условиях. Из бактериальной флоры сюда могут быть отнесены представители рода *Pseudomonas* и некоторые другие гнилостные формы, из грибов — ряд представителей несовершенных грибов, как *Cladosporium*, *Alternaria*, *Trichoderma*.

Ко второй группе могут быть отнесены более специализированные организмы, встречающиеся только на определенных субстратах; среди этой группы имеется много организмов, приспособленных к расщеплению относительно стойких соединений.

Посевы на среды с фильтровальной бумагой и минеральными солями (физиологически кислыми и щелочными) позволяют выявить здесь своеобразную группу сумчатых и пикнидиальных грибов, рост которых на обычных средах заглушается плесенями. Эти виды грибов должны

играть существенную роль в промежуточной стадии распада лигно-целлюлозных соединений, наравне с целлюлозоразлагающими бактериями. Сюда относятся, например, из пикнидиальных *Phoma* и *Chaetomella*, окрашивающие в черный цвет бумагу; из сумчатых — виды *Chaetomium*.

В отношении различных природных ассоциаций можно сделать следующее заключение.

1) Из сопоставления микрофлоры лиственных и хвойных лесов можно видеть, что наличие лиственного опада влечет за собой появление бактерий из группы нитрификаторов и целлюлозоразрушителей, не встречающихся обычно в чисто сосновых насаждениях. Грибная флора лиственных лесов отличается наличием ряда несовершенных грибов, как, например, *Mycogone nigra*, ряда видов *Penicillium* и *Aspergillus*, реже обнаруживаемых нами в хвойных лесах. В то же время имеется много общих форм, куда можно отнести *Cladosporium herbarum*, *Trichoderma lignorum*, *Alternaria humicola*, из мукоровых *Tieghemella Tieghemii*, *Mucor silvaticus*.

2) Из сравнения микрофлоры лесов и степей можно видеть, что здесь различия глубже. Среди грибной флоры степей особенно заметно изобилие грибов, отнесенных нами к группе мезоскопических, — *Hendersonia*, *Sordaria*, *Ascochyta*, — развивающихся на травянистых остатках; род *Penicillium* в степи представлен другими видами, чем в лесах, — если в дубравах обычны *Penicillium sulphureum*, *Penicillium Biourgenianum*, то в степи чаще встречаются *Penicillium jantinellum*, *Penicillium canescens*, *Penicillium lilacinum*.

Кроме того, из степных подстилок и почв выделяются обычно *Phoma humicola*, *Trichoderma album*, *Stysanus microsporus*. Наличие травянистой растительности в степной подстилке приводит также к развитию обильной флоры гнилостных и целлюлозоразрушающих бактерий.

Из спорообразующих бактерий для лесных почв более характерно присутствие палочек типа *Bacterium cereus*, *Bacterium mycoides*. В степных и окультуренных почвах появляются бациллы из группы *mesentericus* и *megatherium*.

3) В лесных полосах на черноземных почвах можно было обнаружить виды грибов, как характерные для лиственных лесов (*Trichoderma lignorum*, *Penicillium Biourgenianum*, *Penicillium sulphureum*, *Tieghemella Tieghemii*), так и свойственные степным и окультуренным черноземным почвам: *Penicillium lilacinum*, *Chaetomium setosum*.

Приведенные материалы показывают, что не только в лесных, но и в степных подстилках и почвах, а также и в пахотных почвах присутствует разнообразная флора грибов, из них некоторые виды выделяются преимущественно на элективных средах. Роль этих грибов еще далеко не ясна, но обходить их в дальнейшем при изучении почвенных микробиологических процессов, очевидно, невозможно.

Почвенные микроскопические грибы в общем изучены еще очень мало. Из наиболее существенных работ в СССР надо отметить исследования Райло (1928), Самуцевич (1927), Рихтера и Вернера (1931), Курсанова и Шкляра (1938). Большинство этих исследований носит флористический характер и ставит себе целью выявление разнообразия видов грибов, встречающихся в почве. Вопрос о роли этих организмов был затронут только Курсановым и Шкляром, поставившими ряд экспериментов с целью выяснения способности грибов разлагать клетчатку.

Важнейшие выводы, сделанные приведенными выше авторами, сводятся в основном к следующему: в северных почвах наряду с группой *Penicillium* наиболее распространены представители семейства мукоровых. К югу количество мукоровых уменьшается (хотя и не в такой сте-

пени, как это описано у Райло), вместе с тем в южных почвах возрастает количество представителей рода *Aspergillus*.

Trichoderma наибольшее распространение имеет в северных, более кислых почвах.

Внесение органического удобрения (навоза) значительно повышает содержание грибов в почве, особенно стимулируется развитие мукоровых.

Наши наблюдения в известной мере подтверждают эти выводы, однако до выяснения экологической роли отдельных видов сделать окончательное заключение по этому вопросу несколько затруднительно. Необходимо разобраться, почему тот или иной вид встречается в известных условиях и насколько географический фактор является решающим в каждом отдельном случае. Здесь, нам кажется, совершенно прав Курсанов, отметивший, что в настоящее время для понимания биологических процессов в почве важнее установить роль наиболее распространенных форм, чем заниматься детальными исследованиями всего разнообразия почвенной грибной флоры.

В почву попадают грибы, развивающиеся не только на мертвых растительных остатках, но и связанные с живыми растениями (паразиты, микоризные грибы). Об этом упоминают Райло (1928), Гаррет (Garret, 1950) и другие. Гаррет построил целую систему дифференцировки почвенных грибов по их экологическим связям, различая настоящих почвенных обитателей, облигатных паразитов, факультативных паразитов и симбионтов.

При изучении процессов распада в первую очередь, конечно, необходимо обратить внимание на основную группу почвенных сапрофитных грибов.

Описываемые в следующей главе опыты проводились именно с представителями этой группы грибов, непосредственно связанных с распадом растительных остатков в почве.

Часть II

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Глава VI

МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалы, приведенные в предшествующих главах, представляют собой первый эколого-систематический этап всего исследования. На основании полученных данных можно судить, какие виды микроорганизмов и в какой последовательности появляются при разложении органических веществ, а также получить представление о микробных комплексах, развивающихся в природных условиях. Этим, однако, вопрос не исчерпывается. Имея культуры микроорганизмов из разлагающихся растительных остатков, необходимо решить вторую, не менее важную задачу, а именно: не только на базе общих экологических наблюдений, а более точно, на базе физиолого-химических экспериментов проверить полученные выводы и воспроизвести экспериментально отдельные звенья процесса распада.

При решении этой задачи основные трудности также заключались в методике. Необходимо было организовать опыты так, чтобы в лабо-

ратории, а затем в полевой обстановке вполне объективно могла быть изучена динамика процессов распада.

Специалистами-почвоведами при изучении процессов распада растительных остатков наиболее широко применялись исследования с природными микробными комплексами, которыми заражались различные органические вещества, или же изучался процесс, возникающий спонтанно в тех или иных материалах. Мы уже указывали, что такого рода работы могут дать только суммарный эффект и недостаточны для того, чтобы разобраться детально в динамике процесса, не говоря уже о том, что случайно развивающиеся в таких условиях виды микроорганизмов не соответствуют обстановке, существующей в природе. Вначале необходимо выяснить, как ведут себя отдельные, хотя бы важнейшие виды в монокультурах, а затем уже перейти к смесям, но опять-таки выбирать их не случайно, а придерживаясь существующих в природе группировок.

Мы испробовали целую серию различных модификаций, начиная с самых простых опытов в открытых стеклянных сосудах и кончая лабораторными установками типа лизиметров. В конце концов пришлось отказаться от всех этих экспериментов в нестерильных условиях и перейти к опытам с чистыми культурами.

Важнейшей задачей здесь было создание необходимой влажности субстрата и удаление продуктов распада. Этот момент обычно не обеспечивался при постановке опытов с разложением органических веществ чистыми культурами.

После целого ряда экспериментов мы остановились на следующей системе. Исследуемые материалы (листья, древесина и пр.) помещались в широкогорлые колбы с припаянными внизу сливными трубками. Диаметр горлышка колб 5—6 см. Сливные трубки делаются с одной или двумя боковыми трубками и с небольшими оливками для более плотного прилипания каучуков. Приливание новых растворов или воды в колбы производилось стерильно при помощи колокольчатых запоров. Питательные растворы и вода приливались в колбу для культур из специальных колб с нижними сливными трубками, стерилизуемых отдельно. В общем вся система аналогична описанной в работе Частухина (1929).

Главное различие заключалось в том, что горлышко колбы делалось значительно шире, чем в колбах при работе с культурами на растворах, а дну колбы придавался конусообразный характер, что способствует стеканию жидкости из пористых материалов. Расширение горлышка колбы необходимо, так как загрузка и вынимание листьев и в особенности древесины из узкогорлых колб весьма затруднительны (рис. 44). Аэрация колб при этой системе происходит естественным путем через ватную пробку, но может быть и усилена путем продувания воздуха насосом через стерильный ватный фильтр. Количественный учет и смена газов могут быть проведены по методике, описанной в цитированных выше работах, — путем изоляции горлышка колбы ртутным запором и впайки специальных трубок для отбора проб газа. Горлышко колбы для проведения опытов с распадом делается широким, поэтому отпадает надобность в специальном расширении для ртутного запора. Листья, корни, древесина и другие материалы закладываются в колбы и стерилизуются при 120° в автоклаве или дробно текучим паром. Стерилизация может быть проведена двумя способами: без добавления воды и с водой. При влажной стерилизации заложенные в колбу материалы пропитываются водой и могут быть сразу заражены. При стерилизации без воды необходимо предварительное увлажнение субстрата, что может быть сделано стерильно через нижние сливные трубки. Обычно для этой цели мы зали-

вали в колбу водную эмульсию, содержащую посевной материал. Таким путем достигалось одновременно и увлажнение и засев колб. Во время культуры в колбах устанавливаются условия, в известной мере сходные с условиями в природе в том отношении, что в верхних, доступных воздуху слоях субстрата начинается постепенное его высыхание, в нижних же слоях влага сохраняется значительно дольше, так что получается нечто сходное с условиями, существующими в лесных и степных подстилках. Обычно при таких опытах стремятся создать оптимальную влажность субстрата, исходя из его влагоемкости. Едва ли нужно говорить, что такая постановка исследований только создает впечатление точности опыта, в действительности же не соответствует существующим в природе условиям, где, конечно, никакой оптимальной влажности нет, а существуют постоянно меняющиеся условия, зависящие от метеорологической обстановки. В описанных выше колбах устанавливается известный режим, причем высыхание субстрата, как и в природе, начинается с верхних слоев, наиболее омываемых воздухом. После подсыхания субстрата в колбы необходимо ввести новую порцию воды для увлажнения подсыхающих культур. Достигается это путем введения через нижние сливные трубки необходимого количества стерильной воды. После увлажнения субстрата вода сливается вновь через нижние сливные трубки и развитие микроорганизмов продолжается за счет влаги, поглощенной субстратом. При этом одновременно происходит и растворение продуктов распада. Анализируя сливаемую жидкость, можно судить о характере этих продуктов. Таким образом, в колбах описанной конструкции можно вести опыты с чистыми культурами грибов и бактерий. Эта же система позволяет вести опыты не только с монокультурами, но и с комплексами организмов, причем инокуляция колб может быть сделана в любой момент по ходу опыта. Можно, например, заразить исследуемый материал чистой культурой какого-либо микроорганизма, а затем после его развития в ту же колбу ввести стерильно через нижние трубки другие виды и, таким образом, проследить весь процесс. Периодическое увлажнение субстрата сопровождается удалением продуктов распада, так что и в этом отношении получаются условия, приближающиеся к природным. Если окажется необходимым проследить за влиянием тех или иных питательных веществ, то можно вместе с промывными водами вводить и растворы интересующих нас соединений.

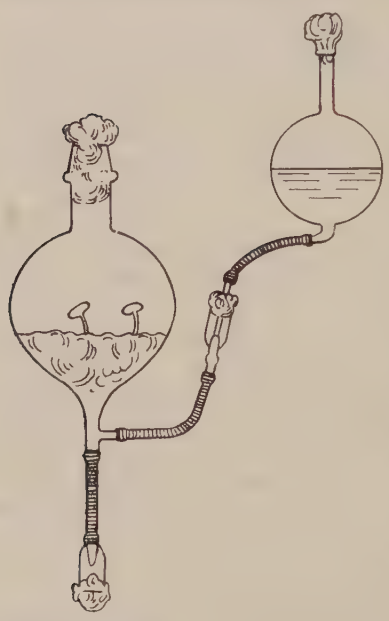


Рис. 44. Колба для культур грибов.

Глава VII

ОБЩЕЕ ОПИСАНИЕ ПЛЕСНЕВЫХ ГРИБОВ, ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ ПОДСТИЛКИ И ПОЧВЫ ДУБРАВ

Приведенные в I части работы микроорганизмы, выделенные из подстилки и почвы дубрав, как мы уже отмечали, представляли основную

флору микроорганизмов, с которыми в дальнейшем и предстояло экспериментировать при воспроизведении процессов распада в лабораторных условиях. Прежде чем перейти к таким опытам, желательно было получить общую физиологическую характеристику этих видов. В отношении плесневых грибов важно было выяснить способность их к использованию простейших соединений, находящихся в субстрате или появляющихся там в качестве промежуточных продуктов распада. Опыты были поставлены следующим образом: культуры грибов высевались на синтетические среды, содержащие в качестве источников азота сернокислый аммоний или азотнокислый натрий, углерод — в форме клетчатки, крахмала и сахарозы. К этим средам добавлялись необходимые минеральные соли. В качестве естественной среды применялось сусло. Для уплотнения среды добавлялся агар-агар.

Были испытаны следующие культуры: *Alternaria humicola*, *Cladosporium herbarum*, *Trichoderma lignorum*, *Trichoderma album*, *Pullularia* sp., *Leptosphaeria* sp., *Penicillium sulfureum*, *Penicillium puberulum*, *Penicillium Biourgenianum*, *Sporotrichum laxum*, *Mycogone nigra*, *Mucor Ramannianus*, *Mucor silvaticus*.

Для испытания были взяты формы из различных слоев подстилки и почвы. Так, *Alternaria*, *Cladosporium* и *Leptosphaeria* характерны для верхнего слоя подстилки, разные виды *Penicillium* и *Trichoderma* — для нижнего ее слоя, виды *Mucor и Mycogone* — для гумусового горизонта, *Sporotrichum laxum* также чаще всего выделяется из гумусового горизонта.

Описание полученных результатов приводится в табл. 48.

Из таблицы можно видеть, что испытываемые культуры грибов по отношению к различным источникам углерода можно разделить на 4 группы:

1) Грибы, которые в качестве источника углерода могут использовать только клетчатку. Сюда относится сумчатый гриб *Leptosphaeria* sp., выделенный с листьев.

2) Грибы, которые могут использовать в качестве источника углерода кроме клетчатки и другие полисахариды, а также сахарозу и мальтозу. К этой группе относится большинство выделенных нами видов: *Cladosporium*, *Trichoderma*, *Alternaria*, *Mycogone* и некоторые виды *Penicillium*.

3) Грибы, не обладающие ферментами, расщепляющими клетчатку, но использующие ди- и полисахариды (сахарозу, крахмал). Сюда относится большинство выделенных нами видов *Penicillium*.

4) Грибы, которые могут использовать в качестве источника углерода только наиболее доступные сахара, как глюкоза, очень плохо развиваются на средах с сахарозой и крахмалом и совершенно не развиваются на клетчатке. Сюда относятся виды *Mucoraceae*: *Mucor silvaticus*, *Mucor Ramannianus*.

Из приведенных данных можно видеть, что большинство исследованных видов микроскопических грибов, выделенных из подстилки и почвы, обладают способностью использовать разнообразные источники углерода, в том числе и клетчатку. Однако существуют и специфические формы, из которых одни обладают специализацией в отношении клетчатки, другие, наоборот, способностью использовать только простые сахара.

Вторая серия опытов заключалась в заражении чистыми культурами грибов природных субстратов. В качестве такого природного субстрата были взяты листья дуба.

Таблица 48

Рост грибов на средах с различными источниками углерода

Название вида	Сусло	Синтетическая среда с сахарозой	Синтетическая среда с крахмалом	Фильтровальная бумага с кислым раствором солей	Фильтровальная бумага со щелочным раствором солей
Alternaria humikola	Обильный рост, воздушный мицелий серовато-зеленый.	Поверхность пушистая, край паутинистый, белый, воздушный мицелий светлосерый, снизу темный, рост быстрый.	Рост аналогичный среде с сахарозой.	Серовато-зеленый налет, мицелий пронизывает всю бумагу. Рост слабый.	Серовато-зеленый пушок на поверхности бумаги. Мицелий пронизывает всю бумагу, окрашивая ее в темный цвет, бумага остается плотной.
Cladosporium herbarum (Штамм № 236)	Колонии бархатистые, зеленоватые, снизу почти черные, рост пышный.	Колонии бархатистые, край бесцветный, затем зеленоватые, рост слабее, чем на агаризированном сусле.	Колонии плоские, бархатистые. Рост менее обильный, чем на сусле, и слабее, чем на сахарозе.	Потемнение бумаги, серые мицелиальные пятна, рост медленный.	Роста нет.
Cladosporium herbarum (Штаммы №№ 45 и 63)	То же.	То же.	То же.	То же.	Серые мицелиальные пятна, медленный рост.
Pullularia sp.	Сначала слизистые колонии, розоватые, затем морщинистые, темнеющие	Рост слизистый. Почернения не наблюдается.	Рост слабее, чем на среде с сахарозой. Почернения не наблюдается.	Роста нет.	Роста нет.
Mucor Ramannianus	Матовые колонии, сперва белые, потом розоватые, воздушный мицелий слабо развит.	Нежный, тонкий мицелий, слегка розовеющий. Рост слабый, плодоношения не образуются.	Рост очень слабый. Нежный мицелий почти бесцветный.	Роста нет.	Роста нет.
Mucor silvaticus	Обильный ватообразный мицелий, споры черные.	Слабый рост, паутинистый мицелий без плодоношений.	Слабый рост, паутинистый мицелий, плодоношений нет.	Роста нет.	Роста нет.

Таблица 48 *(продолжение)*

Название вида	Сусло	Синтетическая среда с сахарозой	Синтетическая среда с крахмалом	Фильтровальная бумага с кислым раствором солей	Фильтровальная бумага с щелочным раствором солей
Sporotrichum laxum	Колонии сперва матовые, затем, после спорообразования меловидные, снизу желтеющие.	Слабый рост, субстратный мицелий, плодоношений нет.	Рост скудный.	Рост слабый.	Меловидный налет, бумага желтая.
Mycogone nigra	Колонии пушистые, мицелий сперва белый, затем темный до оливково-зеленого, снизу колонии темные.	Лучистый мицелий снежно-белый, снизу колонии сперва оранжевые, затем темнеющие, рост быстрый.	Мицелий несколько слабее, характер роста такой же, как на среде с сахарозой.	Слабый рост.	Обильный рост, воздушный мицелий белый, бумага темнеет по мере спорообразования.
Penicillium sulfureum	—	Колонии желто-зеленые, бархатистые, с белыми хлопьями, снизу красные, рост быстрый, запаха и капель нет.	Бесцветный субстратный мицелий.	Рост умеренный, зеленовато-желтые споры.	Роста нет.
Penicillium Biourgenianum	—	Колонии бархатистые или слабо шерстистые, оливково-зеленые, снизу зеленовато-желтые. Рост быстрый, запах плесневой, капель нет или очень мало.	Бесцветный воздушный мицелий, слабый рост, споры серые.	Роста нет.	Роста нет.
Penicillium puberulum	—	Колонии бархатистые, зеленовато-оливковые, снизу кремовые, рост быстрый, запах сильный, своеобразный, не плесневой, капель нет.	Бесцветный субстратный мицелий, зеленоватые споры.	Роста нет.	Роста нет.

Таблица 48 *(продолжение)*

Название вида	Сусло	Синтетическая среда с сахарозой	Синтетическая среда с крахмалом	Фильтровальная бумага с кислым раствором солей	Фильтровальная бумага с щелочным раствором солей
Trichoderma lignorum	Пушистый белый мицелий, образующий концентрические круги. Обильное спорообразование. Споры зеленые.	Бесцветный паутинистый мицелий. Рост довольно быстрый. Комочки спор располагаются по периферии колонии концентрическими кругами. Споры зеленые. Плодоношения образуются быстро, на 5—6 день.	Рост такой же, как на сахарозе.	Мицелий пронизывает бумагу. На поверхности бумаги образуются зеленые комочки спор.	Роста нет.
Trichoderma album	Пушистый мицелий, споры белые.	Быстрый рост паутинистого мицелия, образующего радиальные лучи, плодоношения по периферии колонии.	Рост почти такой же, как на среде с сахарозой. Плодоношения выражены слабее.	На границе с жидкостью слизистый мицелий. Плодоношения из белых комочков не обильны.	Слизистый мицелий на границе с жидкостью.
Leptospheria sp.	Роста нет.	Роста нет.	Роста нет.	Роста нет.	Лиловые колонии, не дающие воздушного мицелия; субстратный мицелий пронизывает бумагу, образуя на поверхности темные бугорки перитециев.

Опыты ставились следующим образом: листья дуба, собранные осенью во время их пожелтения, стерилизовались текучим паром, затем увлажненные листья укладывались в чашки Петри с гелем и заражались эмульсией чистых культур грибов. Чашки сохранялись при комнатной температуре (18—20° С) во влажных камерах.

Ниже приводятся результаты наблюдений над следующими видами грибов: *Cladosporium herbarum*, *Alternaria humicola*, *Leptosphaeria* sp., *Mycogone nigra*, *Trichoderma lignorum*, *Trichoderma album*, *Penicillium kiliense*, *Tieghemella Tieghemii*.

Cladosporium herbarum. На поверхности листьев появляется темный мицелий, образующий довольно быстро кустики плодоношений, поверхность листа темнеет, но не теряет своей механической прочности (рис. 45).

Alternaria humicola. Этот гриб очень быстро развивается на листе, образуя в изобилии цепочки плодоношений (рис. 46) в отличие от роста

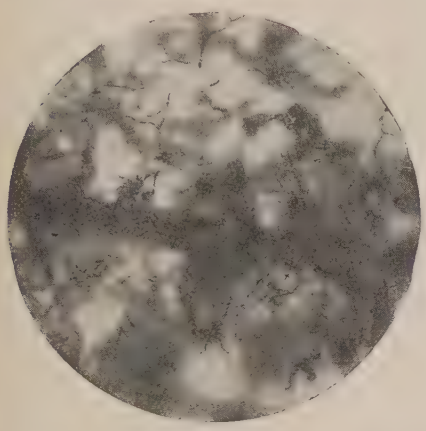


Рис. 45. *Cladosporium herbarum*. Культура на листьях дуба, видны кустики конидиеносцев, снимок сделан при проходящем свете.

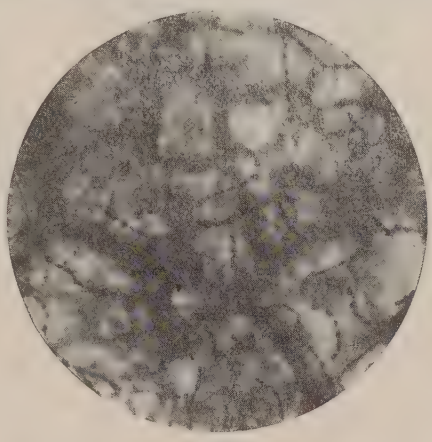


Рис. 46. *Alternaria humicola*. Культура на листьях дуба, видны цепочки конидий, снимок сделан при проходящем свете.

на искусственных питательных средах, где плодоношения развиваются медленно и, наоборот, пышный рост дает вегетативный мицелий. Поверхность листа темнеет, механическая прочность сохраняется.

Trichoderma lignorum. Гриб быстро развивается на листе, сохраняя здесь такие же особенности роста, как и в культурах на питательных средах, и образуя плодоношения на периферии листа в виде зеленых комочков (рис. 47). *Trichoderma album* развивается так же, как и *Trichoderma lignorum*.

Leptospheria sp. развивается на листьях дуба довольно быстро. В местах развития гриба ткань листа делается рыхлой, ломкой, постепенно появляются зачатки перитециев. В зрелом состоянии перитеции выступают на поверхность листа в виде небольших темных бугорков. На фильтровальной бумаге, как мы уже указывали, гриб образует фиолетовый пигмент. На листьях этот пигмент не замечен.

Penicillium kiliense. Довольно быстро образует на листьях паутинистый серый налет, а затем появляются и плодоношения. Лист делается ломким.

Mycogone nigra. На поверхности листа появляется обильный серый мицелий. Листья заметно темнеют.

Tieghemella Tieghemii. Развития мицелия нет.

Кроме перечисленных выше грибов, были испытаны культуры целлюлозоразлагающих бактерий из рода *Cytophaga*, выделенные из дубравной подстилки. Эти культуры на листьях очень слабо развивались, образуя блестящие капли по поверхности, но никогда не приводили к сколько-нибудь заметному изменению самого листа. То же наблюдалось и при добавлении минеральных солей (в том числе азота).

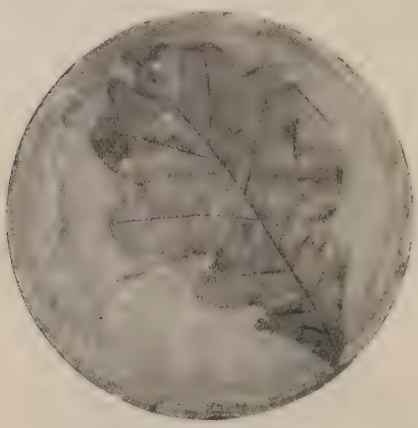


Рис. 47. *Trichoderma lignorum*. Комочки конидиеносцев на поверхности листа дуба в чашке Петри с гелем. Споры еще не позеленели.

Описанные выше опыты дают представление о развитии грибов непосредственно на листьях. Весьма существенно также было выяснить возможность их развития за счет водорастворимых веществ, извлекаемых из листьев. С этой целью были поставлены следующие опыты. Листья дуба были положены в колбу и залиты стерилизованной водой при комнатной температуре. Через сутки жидкость была отфильтрована и разлита в колбочки по 50 см³. Колбочки стерилизовались дробно текучим паром 3 раза и затем были засеяны спорами грибов исследуемых видов. Всего было поставлено три варианта опыта с различным содержанием экстрактивных веществ, а именно: 31 мг, 64 мг и 91 мг в 50 см³. Культуры выдерживались при комнатной температуре в течение недели. (См. табл. 49).

Таблица 49

Развитие грибов на экстрактах из дубовых листьев. Выход мицелия в г.

Название гриба	Варианты опыта			Характер пленки
	дано органических веществ 0.031 г	дано органических веществ 0.064 г	дано органических веществ 0.0919 г	
Cladosporium herbarum	0.012	0.017	0.024	Нежная оливковая пленка. Мицелий большей частью слизистый и погруженный.
Trichoderma lignorum	0.005	0.013	0.016	Слизистый погруженный мицелий. На поверхности комочки спор.
Phoma sp.	0.004	0.011	0.018	Слизистый, погруженный мицелий.
Mycogone nigra . . .	0.013	0.013	—	Рост начался от отдельных точек в виде лучистого белого мицелия.
Penicillium kiliense .	0.017	0.018	0.030	На поверхности тонкий мицелий.

Из таблицы видно, что все исследуемые виды способны расти на экстрактах из дубовых листьев. При этом погруженный мицелий имел слизистый характер. Это указывает на то, что количество усвояемых веществ в растворе не велико. Но выход сухого вещества мицелия по количеству данных в растворе веществ значителен и достигает, например, для *Penicillium* 50%.

Этот предварительный опыт показывает, что извлекаемые из листьев водорастворимые вещества могут служить источником питания для ряда видов; лучший рост все же дают виды, характерные для подстилки.

Глава VIII

РАЗЛОЖЕНИЕ ЛИСТЬЕВ ПЛЕСНЕВЫМИ ГРИБАМИ И ЦЕЛЛЮЛОЗОРАЗРУШАЮЩИМИ БАКТЕРИЯМИ В ОПЫТАХ С ПЕРИОДИЧЕСКИМ ПРОМЫВАНИЕМ

Первые опыты по разложению растительных остатков были нами поставлены с наиболее распространенными видами плесневых грибов и целлюлозоразлагающих бактерий, встречающихся в подстилках. Были исследованы следующие виды грибов: *Cladosporium herbarum*, *Trichoderma lignorum*, *Tieghemella Tieghemii*, *Penicillium kiliense*, *Phoma* sp., *Mycogone nigra*.

Из бактериальных форм была взята культура *Cytophaga* sp., выделенная в дубраве снытевой и энергично разлагающая фильтровальную бумагу с образованием слизи и желтого пигмента. Культуры велись в колбах со сливными трубками по системе, описанной на стр. 292.

Листья дуба для опыта были собраны во время осеннего листопада непосредственно с деревьев. В каждую колбу было отвешено 3.68 г (по сухому весу) пожелтевших листьев. Стерилизация проводилась дробно, текучим паром, 3 раза по 1 часу. Засев произведен эмульсией спор через сливные трубки. Бактериальная эмульсия готовилась из культуры на среде Гетчинсона. В каждую колбу наливалось 400 см³ эмульсии, которая оставалась в колбе в течение 24 часов, затем жидкость сливалась стерильно через нижние трубки. В слитой жидкости определялись PH и сухой остаток после выпаривания. Рост грибов после засева начинался довольно быстро.

Через неделю в большинстве колб можно было видеть развитие мицелия, характерного для каждого вида; только в колбах с *Tieghemella Tieghemii* заметного роста не было. В колбах с культурой целлюлозоразлагающих бактерий можно было наблюдать появление небольших капель слизи. Лист в отдельных местах делался слегка блестящим. Приблизительно через месяц в колбы было вновь налито 400 см³ стерильной воды для увлажнения. Через 24 часа жидкость была слита и подвергнута анализу. Эта операция повторялась несколько раз по мере высыхания листьев. Возобновление роста *Mycogone nigra* и *Penicillium kiliense* шло довольно быстро. Обычно после сливания жидкости уже на 2—3-й день можно было видеть появление нового мицелиального налета. Затем по мере высыхания листьев мицелий увядал. *Trichoderma lignorum* после увлажнения давала белые быстро зеленеющие комочки спор. Спороношение этого гриба было столь обильным, что жидкость после промывки окрашивалась в желто-зеленый цвет. У остальных видов сливаемая жидкость имела желтоватый цвет (приблизительно цвет канадского бальзама). Всего было сделано 5 смен жидкости. Последнее увлажнение уже не давало развития нового мицелия, и через 3 месяца опыт был ликви-

дирован. Листья вынуты, и определен абсолютный сухой вес. Зная вес исходных листьев, вес всех веществ, перешедших в раствор, и вес оставшихся листьев, можно было судить о том, насколько энергично идет их распад под воздействием отдельных видов микроорганизмов.

Результаты опыта приведены в табл. 50 и 51.

Из таблицы 50 можно видеть, что наибольшая потеря веса получена у *Penicillium kiliense* и составляет 29.38%. Затем идет *Mycogone nigra* — 25.92%. Наименьший эффект дала культура целлюлозоразрушающих бактерий — 19.21%. У *Tieghemella Tieghemii* развития совершенно не наблюдалось. Если сравнить полученные величины с контролем, то можно видеть, что жизнедеятельность грибов приводит к некоторому разрушению органических веществ, так как потеря веса в контроле не превышает 12% в то время, как в присутствии грибов доходит до 29%.

Таблица 50

Разложение листьев дуба под воздействием отдельных видов микроорганизмов

Название гриба	Вес листьев (в г)		Убыль в весе	
	до опыта	после опыта	в г	в %
Cladosporium herbarum	3.6800	2.8279	0.8521	23.15
Trichoderma lignorum	»	2.7784	0.9016	24.50
Phoma sp.	»	2.8112	0.8688	23.61
Mycogone nigra	»	2.7260	0.9540	25.92
Penicillium kiliense	»	2.5986	1.0814	29.38
Cytophaga sp.	»	2.9730	0.7070	19.21
Контроль	»	3.2366	0.4434	12.09

В табл. 50 приведены суммарные результаты, однако весьма важно знать, какое количество органических веществ использовано самим грибом и какое количество удаляется с промывными водами. Для того чтобы ответить на этот вопрос, надо знать количество веществ, извлекаемое каждый раз при промывании. В табл. 51 приведены эти величины.

Из таблицы можно видеть, что количество веществ, вымываемых водой из листьев, не подвергшихся разрушению, бывает максимальным при первом промывании, а затем постепенно уменьшается: в листьях же, подвергшихся действию микроорганизмов, количество этих веществ при первом промывании значительно меньше, чем в контроле, при втором промывании это количество несколько возрастает и затем снова постепенно уменьшается. Общая сумма извлеченных веществ составляет в контроле 0.4450 г, в культурах колеблется от 0.3571 г для целлюлозоразрушающих бактерий до 0.5124 г для *Trichoderma*.

Наибольшая величина, полученная для культуры *Trichoderma*, объясняется тем, что с промывными водами из культуры *Trichoderma* удаляется очень большое количество спор. Разница в количестве сухого остатка из промывных вод в культурах и в контроле при первом промывании связана, повидимому, с тем, что микроорганизмы в начале своего роста потребляют значительную часть водорастворимых веществ.

Вычитая из общей потери веса сумму веществ, перешедших в раствор, можно судить о количестве потребленных веществ.

Таблица 51

Разложение листьев дуба в опытах с периодическим промыванием (в опыте взято 3.6800 г)

№ опыта	Название гриба	Первоначальный вес листьев (в г)	Общая убыль в весе (в г)	Количество вещества, перешедшего в раствор (в г)		Количество вещества, истраченного грибом	
				после каждого промывания	сумма	в г	в %
1	*Cladosporium herbarum*	3.6800	0.8521	1) 0.077 2) 0.161 3) 0.080 4) 0.065 5) 0.0448	0.4278	0.4243	11.63
2	*Trichoderma lignorum* .	3.6800	0.9016	1) 0.094 2) 0.201 3) 0.110 4) 0.064 5) 0.0434	0.5124	0.3892	10.58
3	*Phoma* sp.	3.6800	0.8688	1) 0.098 2) 0.109 3) 0.056 4) 0.0356 5) 0.0318	0.3304	0.5384	14.63
4	*Mycogone nigra*	3.6800	0.9540	1) 0.084 2) 0.108 3) 0.071 4) 0.062 5) 0.064	0.3890	0.5650	15.35
5	*Penicillium kiliense* .	3.6800	1.0814	1) 0.087 2) 0.145 3) 0.060 4) 0.071 5) 0.0456	0.4086	0.6728	18.28
6	*Cytophaga* sp.	3.6800	0.7070	1) 0.067 2) 0.106 3) 0.0729 4) 0.0660 5) 0.0452	0.3571	0.3499	9.50
Контроль	—	3.6800	0.4450	1) 0.210 2) 0.090 3) 0.083 4) 0.062	0.4450	—	—

Величины эти, как видно из таблицы, не превышали 18% от общей массы листьев, взятых в опыт.

Интересно проследить за изменением концентрации водородных ионов в культурах. На табл. 52 представлены полученные данные. Из таблицы можно видеть, что у всех культур pH лежит в пределах кислой зоны, но по мере развития микроорганизмов происходит сдвиг в сторону подщелачения, особенно после второго промывания, что, повидимому, связано с освобождением оснований.

Таблица 52

№ опыта	Название гриба	pH жидкостей			
		после 1-й промывки	после 2-й промывки	после 3-й промывки	после 4-й промывки
1	*Cladosporium herbarum* . .	5.2	6.4	5.8	5.6
2	*Trichoderma lignorum* . . .	5.2	6.0	5.6	5.4
3	*Phoma* sp.	5.4	5.8	5.4	5.4
4	*Mycogone nigra*	5.4	6.2	6.0	5.4
5	*Penicillium kiliense* . . .	5.2	6.2	5.6	5.8
6	*Cytophaga* sp.	5.2	6.0	5.6	5.4

Вторая серия опытов была нами поставлена с несколько измененной методикой, а именно — листья для опытов подвергались стерилизации в автоклаве, в колбы перед стерилизацией добавлялась вода для увлажнения листьев, при этом, как видно из анализа контролей, в раствор переходит сравнительно большее количество веществ. Представляло интерес выяснить, как будет итти рост микроорганизмов и процесс разложения в таких условиях, не будет ли обилие веществ в растворе стимулировать рост грибов и дальнейший распад листьев.

В опыт были взяты следующие культуры: *Cladosporium herbarum*, *Trichoderma lignorum* и *Penicillium kiliense*.

Результаты этих опытов представлены в табл. 53; из таблицы видно, что автоклавирование листьев приводит к увеличению количества водорастворимых веществ с 12% (величина, полученная в первой серии опытов) до 20%, при этом значительная часть перешедших в раствор веществ усваивается грибом, на что указывает меньшая величина сухого остатка, определяемого в растворе при первом промывании культур по сравнению с контролем. Исключение составляет *Trichoderma*, но, как мы уже указывали, прибавка в весе здесь происходит за счет большого количества спор, вымываемых с раствором. Общая убыль в весе для всех видов более или менее одинакова и лежит в пределах 31—32%.

Полученные результаты можно толковать следующим образом: стерилизация при низкой температуре без увлажнения сравнительно слабо влияет на выделение воднорастворимых органических веществ листьев, и грибы извлекают в этих условиях питательные вещества в зависимости от их способности к ферментативному расщеплению органических веществ.

В этом случае сказывается разница между отдельными видами микроорганизмов. При стерилизации с водой в автоклаве происходит, повидимому, частичный гидролиз углеводов и в растворимое состояние переходит большее количество питательных веществ. Остающиеся в листьях вещества представляют уже субстрат, недоступный для плесневых грибов. В таких условиях небольшие различия между отдельными видами нивелируются. Из дальнейшего можно будет видеть, что базидиальные грибы иначе ведут себя в таких условиях опыта.

Приведенные выше материалы показывают, что исследованные нами виды не производят глубокого разрушения листьев дуба. Максимальная потеря по сухому весу не превышает, как мы видели, 31% при условии периодического промывания.

Таблица 53

Разложение листьев дуба различными микроорганизмами (II серия опытов)

№ опыта	Название гриба	Вес листьев (в г)		Потеря в весе		Продолжительность культуры в месяцах	Количество промываний
		до опыта	после опыта	в %	в г		
1	*Trichoderma lignorum*	4.58	3.1012	32.29	1.4788	4	3
2	*Trichoderma lignorum*	4.58	3.1483	31.24	1.4317	4	3
3	*Cladosperium herbarum*	4.58	3.1502	31.20	1.4298	4	3
4	*Penicillium kiliense*	4.58	3.1250	31.76	1.4550	4	3
	Контроль	4.58	3.6580	20.01	0.9220	4	3

При изучении микробных комплексов, участвующих в разложении подстилок, на основании общих наблюдений мы отнесли эти виды не к основным формам, осуществляющим процесс распада, а к видам-спутникам. Приведенный опыт в известной мере подтверждает эти общие соображения. Очевидно, обычная флора плесеней в лесу, описанная многими исследователями, не имеет большого значения при разложении подстилки, и не среди этих грибов надо искать основных возбудителей процесса распада.

Любопытны также данные с культурой *Cytophaga*, указывающие на крайне слабое развитие этой культуры на листьях.

Аналогичные данные были получены Ваксманом (Waksman, 1931) в опытах по разложению культурой *Cytophaga* ржаной соломы.

Между тем, обычно считают, что наличие целлюлозоразрушающих бактерий в подстилках указывает на энергично идущие процессы минерализации (Stapp und Bortels, 1934).

Поэтому, например, в сложных борах и ельниках, где эти бактерии имеются, распад идет значительно энергичней, чем в лесах, где они отсутствуют. Это предположение делается на основании опытов с культурами на фильтровальной бумаге. Если эмульсия из подстилок дает хороший рост на гелевых пластинках с целлюлозой, то это считается признаком энергично идущих процессов распада.

Из наших опытов можно видеть, что дело обстоит не так просто. Листья деревьев — не фильтровальная бумага, и делать здесь прямые выводы на основании одних экспериментов с искусственными материалами, очевидно, нельзя.

Таким образом, вопрос о месте целлюлозоразрушающих бактерий в динамике минерализации растительных остатков требует еще дальнейшего изучения.

Глава IX

ОБЩЕЕ ОПИСАНИЕ КУЛЬТУР БАЗИДИАЛЬНЫХ И МЕЗОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ, ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ РАЗНЫХ ТИПОВ ДУБРАВ

Чистые культуры базидиальных грибов

В настоящее время для получения культур базидиальных грибов применяется несколько способов. Во-первых, можно получить культуры грибов из спорового порошка, собранного стерильно. Для этой цели

молодые, только что раскрывшиеся шляпки помещают под стеклянным колпаком над стерильными чашками Петри. Депозит спор обычно накопляется очень быстро. Посев спор производится далее обычными методами.

Второй способ основан на непосредственном выделении культур из тканей карпофоров. В этом случае стерильно вырезанные куски плодовых тел переносятся в питательные среды. Наконец, для микоризных грибов имеется способ получения культур непосредственно из микориз. Мы пользовались исключительно вторым методом на основании следующих соображений: при выделении культур из спор получается гаплоидный мицелий, и в дальнейшем необходимо еще скрещивание для того, чтобы получить нормальный диплоидный мицелий. Конечно, это обстоятельство сильно усложняет работу, ввиду чего последним способом приходится пользоваться тогда, когда культуры непосредственно из плодовых тел не удаются, например, в случае очень тонких или кожистых карпофоров. Культуры из микориз по методу Мелина получить не легко, кроме того, точное определение вида при применении этого способа связано с большими трудностями (необходимо получить анастамозы с культурами известных видов, т. е. опять-таки с культурами из спор или непосредственно из плодовых тел).

Имея это в виду, мы использовали способ выделения гриба в культуру непосредственно из плодовых тел как наиболее удобный. В качестве питательных сред для выделения культур мы применяли агаризованное сусло и синтетические среды с добавлением анейрина и грибных экстрактов.

Ростовые вещества добавлялись как к синтетическим средам (среда Мелина), так и к агаризованному суслу. Анейрин добавлялся к питательным средам в количестве от 50 до 500 мγ на литр.

Грибные экстракты готовились следующим образом: плодовые тела шляпных грибов (мы употребляли белые грибы, масленки, опенки и *Hypholoma sublateritium*) измельчались, заливались холодной водой так, чтобы вода покрывала плодовые тела, и ставились на лед на сутки, после чего жидкость отфильтровывалась и стерилизовалась дробно 3 раза текучим паром.

Экстракты добавлялись к питательным средам в количестве 4—5%. Среды с грибными экстрактами дали наилучший результат.

Пользуясь описанной выше методикой, мы выделили культуры следующих видов грибов, имеющих существенное значение в дубравах, борах, лесных полосах и в целинных степях: из группы микоризных грибов — *Amanita bulbosa*, *Amanita muscaria*, *Boletus elegans*, *Boletus granulatus*, *Boletus subtomentosus*, *Boletus luteus*, *Boletus versipellis*, *Lactarius deliciosus*;

из группы ксилофагов — *Armillaria mellea*, *Hypholoma Candolleanum*, *Hypholoma sublaterium*, *Daedalea quercina*, *Fomes pinicola*;

из группы подстилочных сапрофитов — *Lepiota excoriata*, *Lepiota procera*, *Marasmius androsaceus*, *Marasmius oreades*, *Lycoperdon gemmatum*, *Clitocybe inversa*, *Clitocybe infundibuliformis*, *Clitocybe nebularis*, *Tricholoma* sp., *Mycena mucor*, *Phallus impudicus*.

Описание важнейших выделенных в культуру видов приводится ниже.

Amanita muscaria. Культуры этого вида нами получены на сусло-агаре и на синтетических средах. Латентный период у него очень велик и продолжается несколько недель. Развивается лучистый снежно-белый мицелий. Рост мицелия очень медленный. Микроскопия. Мицелий гриба очень тонкий, диаметр гиф 2—3 μ. Встречается много сильно взду-

тых клеток, достигающих 10—12 μ в диаметре. Иногда встречаются участки гиф, наполненных сильно преломляющим свет содержимым. В культурах можно отметить большое количество отмерших клеток с каплями жира, а также клеток, где протоплазма сохранилась только в форме перемычек. Оидий не обнаружено; пряжки в исследованных культурах также не найдены.

Boletus granulatus. Развитие гриба происходит очень медленно. После посева обычно проходит несколько недель до появления мицелия. Развившийся мицелий чисто белого цвета, лучистый. Затем по мере старения воздушный мицелий увядает и образуется желтовато-белая довольно рыхлая пленка. Микроскопия. Гифы гриба, образующие пленку, тонкие, большей частью 1—2 μ в диаметре. Часто гифы образуют длинные ветвящиеся тяжи. Присутствие значительного количества вздутых гигантских клеток (до 10 μ в диаметре), а также отмерших пустых клеток или клеток, заполненных каплями масла, указывает на неблагоприятный для этого гриба состав среды. Оидий мы не наблюдали.

Boletus luteus. После посева обычно проходит 2—3 недели до появления обильного роста. Посеянные куски плодовых тел покрываются снежно-белым пушистым мицелием, постепенно переходящим на питательную среду, где он также сохраняет свой характер. Однако по мере старения мицелий постепенно окрашивается в коричнево-желтый цвет, воздушный мицелий увядает и образуется пленка желтовато-белого цвета. Микроскопия. Микроскопически мицелий *Boletus luteus* похож на мицелий *Boletus granulatus*, состоит из очень тонких гиф, диаметром 2—3 μ; пряжек не обнаружено, отсутствуют также и вздутые клетки. В большом количестве можно обнаружить пустые мертвые клетки и клетки с каплями масла.

Boletus subtomentosus. Развитие мицелия, так же как у предыдущих видов, происходит чрезвычайно медленно. В начальных стадиях мицелий чисто белый, лучистый, затем образуется пленка, сверху желтовато-белая, внутри коричневая. Микроскопия. Мицелий состоит из нежных бесцветных или — в старости — желтоватых гиф, диаметр их 2—3 μ, хотя встречаются и более широкие, до 6 μ. Вздутые клетки попадаются довольно редко. Оидий нет. Довольно обычны ветвящиеся тяжи из гиф, достигающие 20 μ диаметром. Пряжки встречаются очень редко и плохо развиты.

Lactarius deliciosus. Культуры развиваются с большим трудом. На посеянных кусках плодовых тел через месяц или даже более появляются характерные заостряющиеся к концам тяжи мицелия, так что в конце концов посеянный кусок делается похожим на ежа. По мере развития тяжи окрашиваются в зеленый цвет, в особенности в нижних частях. Микроскопия. Тяжи состоят из тонких гиф мицелия, диаметром 1—3 μ без пряжек. Ширина тяжей у основания достигает 20 μ и более. Оидии и гигантские клетки отсутствуют.

Armillaria mellea. Культуры гриба выделены нами из плодовых тел и из корней живого дуба, находившегося в начальной стадии засыхания. Общий вид культур опенка столь характерен, что их легко отличить от культур других базидиомицетов. Посеянный кусок плодового тела покрывается через 1—2 недели, а иногда и больше, белым пушистым мицелием. В это же время в глубине агара начинают развиваться сильно ветвящиеся белые корнеобразные ризоморфы гриба. Постепенно эти ризоморфы заполняют всю питательную среду, а на поверхности агара образуется чрезвычайно твердая темнокоричневая бугристая пленка. На этой пленке иногда развиваются небольшие пучочки розовато-белого

мицелия. Микроскопия. Мицелий гриба довольно тонкий. Гифы, диаметром 3—4 μ, хорошо развиты, наполнены протоплазмой с большим или меньшим количеством вакуоль; ненормально развитых вздутых клеток нет. Ризоморфа состоит из обычных грибных гиф, хотя можно заметить и дифференцировку мицелия с образованием коротких паренхимного типа клеток. Коры, характерной для природных ризоморф в искусственных культурах, не образуется на тех средах, которые мы применяли для опытов.

Hypholoma Candolleanum. Культуры гриба легко получаются от кусочков плодовых тел, причем развивается снежно-белый ватообразный воздушный мицелий, заполняющий всю пробирку. Грибница хорошо развивается как на синтетических средах, так и на сусло-агаре. Микроскопия. Мицелий состоит из гиф различной ширины, от 1—2 μ до 6 μ. Молодые клетки обычно заполнены зернистой протоплазмой. В более взрослых клетках имеются вакуоли, которые постепенно захватывают всю полость клетки, так что протоплазма остается только в форме перемычек. Старые погибшие клетки наполнены каплями масла. Пряжки встречаются в большом количестве, часто можно видеть на концах гиф крючковато согнутые клетки или даже 2 таких крючка (неполные пряжки). Иногда встречаются перегородки и без пряжек. Оидии и гигантские клетки не образуются.

Hypholoma sublateritium. Этот вид похож на предыдущий, но мицелий его развивается значительно слабее, состоит из тонких бесцветных гиф, диаметром 2—3 μ. Пряжки встречаются реже, чем у *Hypholoma candolleanum*. Изредка встречаются и двойные пряжки. Оидий нет; нет и гигантских клеток, но часто попадаются бугристые неровные гифы с вздутыми концами.

Collybia dryophila. Мицелий гриба развивается довольно быстро от кусочков плодовых тел по поверхности питательной среды в виде лучистого редкого мицелия. Воздушный мицелий хорошо развит, в особенности по стенкам пробирок можно наблюдать радиальную его лучистость. Культуры обладают характерным грибным запахом, в особенности если их немного растереть. Микроскопия. Мицелий состоит из тонких бесцветных прямых гиф, диаметром 2—3 μ. Пряжки хорошо выражены. Очень часто встречаются гифы, заканчивающиеся в форме крючка (неполная пряжка). Двойные пряжки встречаются редко. В культурах на сусло-агаре постоянно присутствуют кристаллы. Иногда встречаются участки гиф, наполненные зеленоватым, сильно преломляющим свет содержимым.

Lepiota procera. При выделении культур мицелий развивается очень медленно, но затем при последующих пересевах рост его значительно улучшается. На сусло-агаре, а также на средах с глюкозой образуется белый пушистый поверхностный мицелий. Одновременно с этим происходит, хотя и не очень интенсивно, развитие глубинного мицелия. По мере старения воздушный мицелий увядает и образуется пленка желтовато-песочного цвета. На поверхности культур, а также и на стенках сосудов можно видеть длинные ветвистые тяжи мицелия. Микроскопия. Мицелий состоит из довольно тонких клеток, диаметром 2—3 μ, хотя встречаются гифы и до 6 μ диаметром. Пряжки хорошо развиты. Интересно отметить присутствие несколько вздутых концов гиф, наполненных сильно преломляющим свет содержимым. Очень распространены тяжи, образованные пучками гиф; размер тяжей колеблется от тонких, диаметром 10—11 μ, до крупных тяжей, хорошо видных простым глазом.

Lepiota excoriata. Культура этого типичного степного гриба легко получается из плодовых тел. Мицелий в общем похож на мицелий *Lepiota*

procera, но развивается значительно медленней. В культуре образуется много рыхлого мицелия. Пленка непрочная, несколько светлее, чем у *Lepiota procera*. Микроскопия. Мицелий состоит из гиф, сильно ветвящихся, диаметром 2—4 μ. Имеется много гиф, наполненных сильно преломляющим свет содержимым. Тяжи слабо выражены.

Lycoperdon gemmatum. Развитие гриба происходит очень медленно. На испытанных нами средах наблюдался только глубинный рост, хотя Модес (Modes, 1941) отмечает, что *Lyceperdon* образует и поверхностный воздушный мицелий: вероятно, способность к образованию воздушного мицелия зависит от состава среды. Микроскопия. Мицелий состоит из изогнутых, сильно переплетенных и ветвящихся гиф. Диаметр их колеблется от 2—3 до 6 μ. Довольно часто встречаются вздутые гигантские клетки до 12 μ диаметром, кроме того, часто попадаются гифы с вздутыми, неправильными, четковидно расположенными клетками.

Marasmius androsaceus. Ввиду чрезвычайно мелких размеров грибов выделение культур из кусочков плодовых тел, вырезанных стерильно, не удается. Для получения культур этого гриба был использован метод дезинфекции плодовых тел раствором сулемы. Этим способом можно сравнительно легко получить культуру гриба. Мицелий *Marasmius* развивается быстро. В первых стадиях развития мицелий чисто белого цвета. После увядания воздушного мицелия образуется довольно плотная пленка розовато-коричневого цвета. Микроскопия. Мицелий состоит из очень тонких гиф, диаметром 0.5—2.3 μ. Более широкие гифы встречаются редко. Пряжки хорошо развиты, иногда встречаются и двойные пряжки. В культурах довольно часто встречаются мицелиальные тяжи, состоящие из целого пучка гиф. Гигантских клеток и оидий нет.

Культуры мезоскопических грибов

Выделение чистых культур мезоскопических грибов также представляет известные трудности. Первые опыты с получением культур этих грибов были нами сделаны с *Mycosphaerella punctiformis*.

Mycosphaerella punctiformis. На листьях дуба уже с осени развивается огромное количество зачатков плодоношений этого гриба. Из собранных с дерева весной листьев с перитециями *Mycosphaerella* мы попытались получить культуры следующим образом: острой полой иглой выкалывались небольшие кусочки листа, которые переносились затем в камеры Ван-Тигема, в капли с суслом. В каждом кусочке имелся перитеций. Добиться, однако, таким путем культур не удалось: от посеянных кусочков начинался рост мицелия обычных плесеней, мицелий же *Mycosphaerella* не развивался, несмотря на то что перитеций представлял собой главную массу посевного материала. Так как первые попытки получения культур *Mycosphaerella* из мицелия не увенчались успехом, мы испытали метод, применявшийся Клебаном и некоторыми другими микологами и состоящий в выделении гриба из спор. Этот способ имеет тот недостаток, что выделение культур возможно только в период спорулляции, но самое получение культур, как показали опыты, значительно проще. Весной, после созревания перитециев, листья со зрелыми сумками помещаются над стерильными покровными стеклами с каплей агаризованного сусла (стекла помещаются в стерильные чашки Петри). После осыпания спор стекла помещаются в камеры Ван-Тигема. Через сутки путем микроскопирования выбираются капли с одной спорой. Кусочки агара с проросшими спорами переносятся в пробирки с питательными средами. В качестве питательных сред применялись агаризованное сусло

и салеп-агар. При применении камер Ван-Тигема для выделения культур приходится считаться с одним весьма существенным неудобством. Размеры колец для камер в силу необходимости ограничены, поэтому и количество капель здесь не может быть очень большим. Кроме того, стерильное сбрасывание спор на покровные стекла представляет ряд неудобств. Для получения же культур грибов очень важно иметь большое количество спор. Наши опыты показали, что этих затруднений можно легко избежать, если вместо камер Ван-Тигема применить стерильные бюксы (невысокие). Работа в этом случае проходит следующим путем: на дно бюкса наливается тонкий слой питательного агара, затем кусочки листьев со спорулирующими перитециями помещаются на короткий срок в крышечку бюкса. После сбрасывания спор бюкс переворачивается и наклеивается вазелином на чашку Петри с каплей воды посредине для создания влажной атмосферы. Культуры просматриваются при среднем увеличении микроскопа, проросшие споры маркируются и засеваются. Можно также применять висячие капли, тогда споры сбрасываются стерильно на дно бюкса. Если при проверке под микроскопом депозит спор окажется редким, то стерильным пером наносится капля на дно бюкса и затем камера приклеивается так же, как описано выше, на чашку Петри. Эту систему можно еще упростить, заменив приклеивание бюкса к чашке Петри установкой его прямо в стерильную воду, налитую в чашку Петри. В этом случае, однако, весь прибор необходимо поместить в эксикатор с водой, так как испарение с поверхности воды, окружающей бюкс, приводит к охлаждению его стенок и выпадению росы вблизи мениска. Это вызывает высыхание капель на дне бюкса. Использование описанной здесь системы чрезвычайно облегчает работу, так как позволяет в одной камере иметь до 50 капель. Развитие культур *Mycosphaerella* на питательных средах протекает довольно медленно. На агаризованном сусле образуется белая мозговидно-складчатая пленка с матовой поверхностью. Постепенно пленка темнеет, местами делается розоватой, местами даже черной. По внешнему виду культуры *Mycosphaerella* несколько напоминают культуры головни. На салеп-агаре пленка развивается особенно медленно, причем образуется поверхностный паутинистый мицелий.

Рис. 48. Прорастающие споры *Venturia tremulae*.

Venturia tremulae. Опыты с получением культур *Venturia tremulae* были поставлены аналогично выше описанным с *Mycosphaerella*. Споры *Venturia tremulae* (рис. 48) прорастают с полюсов, причем образуются бесцветные гифы, которые быстро ветвятся, мицелий постепенно начинает темнеть, окрашиваясь в темнооливковый цвет. Через 3—4 дня образуется густая сеть ветвящихся окрашенных гиф. Во многих клетках обнаруживаются крупные капли масла. Развитие культур на сусло-агаре происходит довольно медленно, при этом на среде образуется коричневато-оливковый пушок. Снизу культура почти черная. На салеп-агаре можно наблюдать концентрические зоны из более темного и светлого мицелия, описанные Клебаном.

Ориентировочные опыты с культурами базидиомицетов на листьях

Для изучения процесса разложения растительных остатков под влиянием культур базидиальных грибов в первую очередь необходимо выяснить способность грибов вообще развиваться на том или ином субстрате. Лесные подстилки состоят из листьев, обломков древесины, коры и остатков травянистых растений. Наибольшее значение имеют древесина и листья. По разложению древесины имеется ряд исследований (Фальк, Трусов, Розе и Лиске, Комаров и другие).[1] Хотя этот вопрос изучен далеко не полно и большинство работ касается главным образом первой стадии разложения, но все же на основании литературных данных можно составить себе представление о сущности этого процесса.

Значительно меньше сведений имеется о процессе разложения листьев. Здесь надо упомянуть работы Фалька (Falck, 1930), Линдберга (Lindberg, 1944), Вакcмана (Waksman, 1931).

Мы начали наши исследования с испытания способности базидиальных грибов развиваться за счет листьев подстилки.

Опыт ставился следующим образом: собранные осенью листья дуба нарезались полосками и помещались в колбочки емкостью 100 см³, к ним добавлялось небольшое количество воды для увлажнения, колбочки стерилизовались дробно текучим паром в течение часа три дня, затем производился засев культур базидиомицетов. Из табл. 54 видно, что базидиальные грибы, отнесенные нами к группе подстилочных сапрофитов, способны развиваться на листьях, причем растут они, в отличие от плесневых грибов, значительно энергичней. Характерной особенностью является побеление листьев и потеря механической прочности. К этой группе относятся следующие формы: *Collybia dryophila*, ряд видов *Clitocybe*, *Marasmius androsaceus*, *Phallus impudicus*, *Tricholoma candicans*, *Lepiota procera*.

Наиболее энергично развивались: *Collybia dryophila*, *Clitocybe nebularis*, *Marasmius androsaceus* и *Phallus impudicus*.

Из группы ксилофагов испытывались опенок и *Hypholoma*.

Опенок своеобразно развивается на листьях. Он не образует типичного диффузного мицелия, а растет среди листьев в форме тонких темно-коричневых ризоморф.

Такой характер роста указывает на то, что листья представляют для опенка неблагоприятный субстрат. *Hypholoma* также плохо развивается на листьях, образуя очень слабый диффузный налет. Что касается микоризных грибов, то из этой группы были испытаны *Amanita muscaria*, *Amanita phalloides*, *Boletus subtomentosus*.

Как видно из таблицы, эти виды совершенно не развиваются на листьях дуба. Полученные результаты показывают, что далеко не все базидиальные грибы, встречающиеся в лесу, в одинаковой степени участвуют в разложении листьев.

Как можно было видеть, из испытанных грибов к этой группе относятся виды *Marasmius*, *Clitocybe*, *Collybia*, *Lepiota* и некоторые другие.

В дальнейшем при изучении процессов разложения лиственной подстилки мы экспериментировали с представителями именно этой группы.

Опыты, аналогичные описанным выше, были поставлены с различными видами масленка на хвое сосны. Эти культуры также дали отрицательный результат. Не получив развития микоризных грибов на свеже-

---

[1] Литературу по распаду древесины см.: Частухин и Николаевская, 1948.

опавших листьях и хвое, мы попробовали получить их культуры на стерилизованной лиственной подстилке, находящейся в разных стадиях разложения.

Результаты получились также отрицательные.

Очевидно, микоризные грибы обладают совершенно своеобразными физиологическими свойствами, резко отличающими их от базидиальных грибов, образующих группу подстилочных сапрофитов.

Особенности эти обусловлены, повидимому, связью микоризных грибов с корнями деревьев.

Таблица 54

Культура базидиальных грибов на листьях дуба

Название гриба	Характер роста на дубовых листьях
Boletus subtomentosus	Роста нет.
Amanita phalloides	То же.
Amanita muscaria	» »
Armillaria mellea	Развивается тонкая коричневая ризоморфа.
Hypholoma Candolleanum	Диффузный паутинистый мицелий.
Hypholoma sublateritium	То же.
Lycoperdon gemmatum	» »
Clitocybe infundibuliformis	Белый, не очень плотный мицелий, листья обесцвечиваются.
Clitocybe inversa	Рост довольно медленный, развивается плотный белый мицелий, листья обесцвечиваются.
Clitocybe nebularis	Мицелий быстро развивается, но менее плотный, чем у *C. inversa*. Листья энергично обесцвечиваются.
Tricholoma candicans	Белый, довольно плотный мицелий, рост медленный.
Mycena mucor	Развивается паутинистый белый мицелий.
Phallus impudicus	Снежно-белый лучистый мицелий, рост быстрый, листья обесцвечиваются.
Marasmius androsaceus	Образуются розовато-фиолетовые кожистые пленки, листья обесцвечиваются.
Collybia dryophila	Образуется белый пышный мицелий, листья обесцвечиваются.
Lepiota procera	Образуется белый пышный мицелий, листья обесцвечиваются.

Можно было бы предположить, что причиной отсутствия роста микоризных грибов в наших экспериментах явились неблагоприятные условия лабораторных опытов.

Но в таком случае и подстилочные сапрофиты не должны были бы давать в этих условиях развития, сопровождающегося разложением растительных тканей. Однако из дальнейшего будет видно, что именно этой способностью обладали грибы, отнесенные нами к группе подстилочных сапрофитов.

Опыты по разложению микоризными грибами клетчатки, опубликованные Юнгом (Joung, 1947), вероятно, основаны на методических ошибках.

Культуры на водных экстрактах из листьев дуба

Помимо испытания способности базидиальных грибов к росту непосредственно на листьях, мы так же, как и с плесневыми грибами, провели серию опытов с культурами на водных экстрактах из листьев дуба. Экс-

тракты брались разной концентрации с соотношением 1, 2 и 4% листьев к количеству воды.

Экстракты разливались по 50 см³ в колбочки, стерилизовались и засевались культурами грибов. Предварительно определялось содержание водорастворимых веществ путем выпаривания. Выход мицелия в граммах приводится в табл. 55.

Таблица 55

Выход мицелия (в г)

Название гриба	Количество экстрактивных веществ в растворе (в г)		
	0.0568	0.0955	0.1342
Lepiota procera	0.0353	0.0489	0.0870
Collybia dryophila	0.0273	0.0460	0.0710
Marasmius androsaceus	0.0328	0.0598	0.0626

Каждый из испытанных видов обладает своими специфическими характерными особенностями роста на экстрактах.

Collybia dryophila. Образует на жидкости белые пушистые рыхлые пленки, причем на растворах с небольшим содержанием экстрактивных веществ образовавшаяся на поверхности жидкости пленка имеет тонкий паутинистый характер, в глубине же жидкости образуется слизистый мицелий. На более концентрированных растворах пленка делается более плотной и приобретает светлокоричневую окраску, количество же глубинного мицелия уменьшается. Питательная жидкость под влиянием мицелия *Collybia dryophila* заметно обесцвечивается и делается из коричневой бледножелтой.

Marasmius androsaceus. На поверхности жидкости развивается нежная пергаментовидная пленка беловато-песочного цвета с разводами. На слабых растворах образуется много погруженного слизистого мицелия; на более концентрированных растворах пленка делается более плотной, на поверхности пленки появляются бесцветные капли. Слизистого мицелия на более концентрированных растворах не образуется. Обесцвечивания жидкости не наблюдается.

Lepiota procera. На слабых растворах развивается белая нежная ватовидная пленка. В глубине жидкости развивается много слизистого погруженного мицелия. При увеличении концентрации экстрактивных веществ, как и у других видов, пленка делается более плотной и приобретает коричневую окраску.

Опыты с Mycosphaerella punctiformis

Вопрос о значении мезоскопических грибов типа *Mycosphaerella* в процессе минерализации листьев представляет существенный интерес, так как эти грибы весьма распространены в природе. Опыты с выделением культур этих грибов показывают, что они весьма отличаются от обычных плесеней. При посевах кусочков листьев с перитециями *Mycosphaerella* на обычные питательные среды развития мицелия этого гриба не получается. С культурой из спор мы поставили такие же опыты, как с плесне-

выми грибами, а именно заразили ею стерилизованные листья дуба на гелевых пластинках. Однако развития грибов в ряде повторных опытов на листьях не было получено. Опыты были продолжены в колбах со сливными трубками.

Несмотря на ряд промываний стерильной водой, развития грибов также не наблюдалось. Между тем ряд плесневых грибов и базидиомицетов прекрасно развивается на листьях дуба в опытах с периодическим промыванием. Эти наблюдения говорят за то, что *Mycosphaerella*, повидимому, не способна к развитию на мертвых листьях дуба и что биология этих грибов не так проста, как это себе представляет Клебан. Согласно его точке зрения, споры *Mycosphaerella*, *Venturia* и других аналогичных грибов выбрасываются весной из сумок и, попадая на листья деревьев, прорастают, но дальнейшего развития мицелия не происходит, и гриб остается в латентном состоянии в листьях до момента их опадения осенью.

Здесь происходит, по его мнению, своего рода пауза в росте гриба и дальнейшее его развитие происходит уже на опавших листьях. Таким образом, по мнению Клебана, основной цикл развития гриба протекает сапрофитно. Такое толкование кажется нам мало вероятным. Если допустить, что грибы в наших культурах не претерпели каких-то существенных изменений, то они должны были бы развиваться на мертвых листьях, так же как и другие сапрофиты из подстилок, однако этого не наблюдалось. Рассматривая желтеющие осенью листья дуба на деревьях, можно на них заметить присутствие небольших комочков, представляющих собой зачатки перитециев. Можно предположить, что дальнейшее развитие перитециев происходит скорее за счет веществ, уже накопившихся в зачатках перитециев в течение периода развития гриба на живом листе.

В отношении интересующего нас вопроса о роли этих грибов в процессах распада, очевидно, надо считать, что они имеют значение при разрушении ткани живого листа, а также могут оказать и механическое воздействие, вызывая растяжение и разрыв мертвых тканей.

Глава X

РАЗЛОЖЕНИЕ ЛИСТЬЕВ БАЗИДИАЛЬНЫМИ ГРИБАМИ В ОПЫТАХ С ПЕРИОДИЧЕСКИМ ПРОМЫВАНИЕМ

Опыты с Collybia dryophila

Культуры велись в колбах со сливными трубками той же системы, как было описано для плесеней. В колбы емкостью 0.5 л засевалось от 4 до 5 г листьев.

В литровые колбы засевалось 30 г листьев. Опыты ставились с листьями дуба и клена. Стерилизация проводилась по влажному способу в автоклаве, последующее увлажнение культур происходило путем периодического промывания, сроки подлива жидкости были от 1 до 2.5 месяцев, в зависимости от высыхания субстрата, что в различных опытах протекало не совсем одинаково. Стерильная вода при увлажнении наливалась с тем расчетом, чтобы она покрыла все листья в колбе и обычно заполняла всю колбу до горлышка; весьма существенное отличие культур базидиальных грибов от плесеней в опытах с периодическим промыванием заключается в самом способе посева. В то время как плесневые грибы засевались при помощи эмульсии, обусловливающей массовое развитие

мицелия по всей колбе, с культурами базидиальных грибов это сделать труднее.

При посеве из пробирок с культурой на твердых средах рост начинается с ограниченного числа точек и идет вначале медленно; в результате часть листьев высыхает еще до момента развития мицелия по всей колбе, и только после ряда увлажнений грибница охватывает весь субстрат. В дальнейшем, однако, мы стали употреблять способ, значительно облегчающий постановку всего опыта, а именно: предварительно культура подготовлялась в широких пробирках с заранее взвешенным количеством листьев, нарезанных полосками; такая культура переносилась в колбу и размешивалась равномерно. Добавка в весе листьев учитывалась при проведении анализов. Листья дуба и клена, с которыми мы экспериментировали, под влиянием мицелия *Collybia dryophila* совершенно изменяли свой вид, что выражалось в их обесцвечивании и потере механической прочности. В 8-месячных культурах при периодическом промывании листья почти полностью разложились.

После того как разовьется достаточное количество мицелия, можно наблюдать в колбах с культурами образование плодовых тел гриба. Если культура находится на свету, то плодовые тела развиваются вполне нормально. Появление плодовых тел представляет большой интерес, так как служит ясным доказательством того, что в условиях нашего эксперимента гриб проходит весь нормальный цикл развития. Зачатки плодовых тел появляются большей частью в тот момент, когда культура начинает немного подсыхать; развитие карпофоров обычно идет следующим образом: сперва появляются в отдельных точках на поверхности листьев небольшие бугорки, иногда в значительном количестве, но развития достигают одновременно один-два карпофора. Образовавшиеся бугорки в течение нескольких дней остаются без всяких изменений, затем начинается энергичное развитие плодовых тел. Сперва усиленно развивается ножка гриба, которая часто принимает весьма неправильную, сильно вздутую форму. Шляпка гриба в это время еще очень мало развита, образует небольшое расширение на верхней части ножки, затем ножка начинает быстро вытягиваться, принимает цилиндрическую нормальную форму, в то же время развертывается и шляпка гриба.

Образовавшийся карпофор быстро сбрасывает споровый порошок, но остается в культурах живым очень долго — до месяца, в отличие от природных условий, где шляпки обычно погибают в течение нескольких дней. Так как в опыте грибы совершенно избавлены от конкуренции с другими организмами, то плодовые тела *Collybia* достигают значительно большей величины, чем это можно наблюдать в природе. Окраска и внешняя текстура шляпок и ножек в общем соответствуют естественной окраске гриба (рис. 49, 50 и 51).

Кроме таких нормальных карпофоров, в культурах появляются в отдельных случаях, при недостатке света или благодаря тому, что карпофорам мешают развиваться стенки колбы, формы с плоскими, иногда извилистыми ножками, доходящими до 1 см в диаметре, и большими лопастными шляпками.

На этих карпофорах можно было, между прочим, видеть, как в условиях опыта у грибов появляются признаки, характерные для других видов, например витая ножка, типичная для *Collybia confluens*, вида весьма близкого к *Collybia dryophila*, или толстые, раздутые снизу ножки, напоминающие ножки *C. butyracea*.

Как уже было выше упомянуто, при длительной культуре листья претерпевают значительные изменения, подвергаясь почти полному

разложению. Микроскопируя культуры через различные промежутки времени, можно было проследить за теми изменениями, которые происходят в листе под влиянием гриба. Изменения эти в основном сводятся к следующему: разрушение листа происходит постепенно, сперва исчезают наименее стойкие его части, в основном содержимое клеток, межклеточные пластинки и стенки листовой паренхимы.

Кутикула остается без всяких изменений. Мы находили не изменившуюся кутикулу даже в 8-месячных культурах. Сохраняются также и волоски, покрывающие лист. Особый интерес представляет картина распада листовых жилок и черешков. Здесь, помимо клеточных стенок, из целлюлозы прочность листа обеспечивается механическими волокнами

Рис. 49. Развитие карпофора *Collybia dryophila* в колбе (I стадия).

Рис. 50. Развитие карпофора *Collybia dryophila* в колбе (II стадия).

и сосудами с различно построенными утолщениями клеточных стенок (кольчатыми, спиральными и др.). Распад сосудисто-волокнистых пучков начинается с разрушения наименее стойких элементов — паренхимных клеток и межклеточного вещества, в результате механические волокна легко рассыпаются, весь лист делается похожим на мацерированный искусственным путем. Механические волокна и утолщения сосудов вначале дают реакцию на древесину с флороглюцином и соляной кислотой, но постепенно эта реакция исчезает. Сперва одревесневшие элементы окрашиваются только в светлорозовый цвет, а затем реакция вообще не появляется, что указывает несомненно на разрушение лигнина, инкрустирующего механические волокна.

После исчезновения реакции на лигнин механические волокна дают вполне четкую реакцию с I + KI и окрашиваются в желтый или красновато-фиолетовый цвет.

Весьма интересно проследить за изменением клеточных стенок сосудов. Здесь также исчезает реакция на лигнин, но, кроме того, разрушаются

Таблица 56

Разложение листьев дуба и клена культурой *Collybia dryophila* в опытах с периодическим промыванием

№ опыта	Порода	Вес листьев (в г)		Потеря веса		Продолжительность культур (в месяцах)	Количество промываний
		до опыта	после опыта	в г	в %		
1	Дуб . .	3.5400	1.8510	1.6890	47.70	7.5	2
2		3.4644	1.3657	2.0987	60.57	9	3
3		3.4644	2.1268	1.3376	38.60	3.5	1
1	Клен . .	3.4536	1.9366	1.5180	43.65	3.5	2
2		3.4536	1.7536	1.7000	49.22	3.5	2
3		3.4536	1.0026	2.4510	70.95	10	4
Контроль	Дуб . .	4.5800	3.6580	0.9220	20.01	3	3
»	Клен . .	4.5900	3.3770	1.2130	26.42	3	3

и сами сосуды, в результате остаются только утолщения стенок, имеющих форму развернутых спиральных лент. Разрушение механических волокон начинается в листовых жилках и сопровождается появлением трещин и разрывов в волокнах. Как в волокнах сосудисто-волокнистых пучков, так и в самой листовой паренхиме, держащейся еще некоторое время благодаря кутикуле, можно заметить в большом количестве кристаллы в форме друз или ромбоидов. Кристаллы эти плохо растворяются в соляной кислоте, так что, очевидно, мы имеем здесь дело не с углекислыми солями, а с солями органических кислот. Повидимому, *Collybia*, как и многие другие грибы, образует кислоты, но благодаря присутствию в листьях дуба оснований кислоты эти в известной мере связываются, соли же их выпадают в форме кристаллов.

Рис. 51. Развитие карпофора *Collybia dryophila* в колбе (III стадия. Съежившиеся листья дуба, совершенно покрытые мицелием гриба: в начале опыта вся колба была заполнена листьями дуба).

Перейдем теперь к рассмотрению данных анализа.

В опытах определялись: pH растворов при периодическом промывании, вес веществ, переходящих в раствор, вес образовавшихся в культуре карпофоров и, наконец, вес остатка после окончания опыта.

На табл. 56 представлены результаты разложения листьев дуба и клена при периодическом промывании. Общая убыль в весе, как показывают данные таблицы, колеблется в зависимости от продолжительности культур от 38.60 до 60.57% для листьев дуба и от 43.65 до 70.95% для листьев клена.

Таблица 57

Разложение листьев дуба *Collybia dryophila* в опытах с периодическим промыванием

№ опыта	Первоначальный вес листьев (в г)	Общая убыль в весе (в г)	Продолжительность культур	Количество веществ, перешедших в раствор (в г)		Вес карпофоров (в г)	Количество веществ, израсходованных на дыхание (в г)	Количество веществ в % от исходного		
				после каждого промывания	сумма			перешедших в раствор	израсходованных на образование карпофоров	израсходованных на дыхание
1	3.5400	1.6890	7.5 м.	0.2930	0.4271	Не определялся	—	12.06	35.64	
2	3.4644	2.0987	9 м.	0.1341 0.2950 0.0825	0.4097	0.1490	1.5400	11.82	4.31	44.44
3	3.4644	1.3376	3.5 м.	0.0322 0.2540	0.2540	0.2588	0.8247	7.33	7.47	23.80
Контроль	4.5800	0.9220	—	0.7210 0.1310 1.0660	0.9180	—	—	20.04	—	—

Сравнивая эти данные с результатами, полученными для плесневых грибов, можно видеть, что интенсивность разрушения листьев культурой *Collybia* значительно превосходит энергию разложения листьев плесневыми грибами, у которых убыль в весе не превышала 31—32%.

Здесь надо кроме того отметить, что ни в одном из опытов с *Collybia* разложение не было закончено, так как мицелий после подливания воды продолжал расти.

Приведенная таблица дает понятие об общем суммарном эффекте действия гриба на листья. Определение количества веществ, перешедших в раствор при промывании, и количества веществ в карпофорах гриба дает возможность несколько подробнее разобраться в динамике процесса.

Полученные данные приводятся в табл. 57 (для дуба) и 58 (для клена).

Из таблиц видно, что листья, не подвергшиеся разложению (контроль), отдают в раствор при первом промывании наибольшее количество веществ (листья дуба — 0.7210 г), затем это количество постепенно уменьшается.

Несколько иная картина наблюдается в опытах с листьями, разлагающимися культурой *Collybia*. Здесь при первом промывании количество веществ, перешедших в раствор, — так же как мы это наблюдали у плесневых грибов, — значительно меньше, чем в контроле (0.2930—0.2950 г).

Полученные данные показывают, что, повидимому, гриб в начале своего развития использует значительное количество веществ, легко переходящих в раствор. Этим обстоятельством объясняется, повидимому, и то, что сумма веществ, перешедших в раствор при периодическом промывании разлагающихся листьев, меньше, чем у не разлагающихся, в особенности когда опыт ведется с автоклавированием листьев.

Таким образом, хотя гриб и производит значительное разрушение листьев, но, очевидно, большинство продуктов разрушения используется самим грибом.

Интересно отметить, что суммарное количество веществ, перешедших в раствор и не использованных грибом, при многократном промывании у плесеней и у базидиальных грибов более или менее одинаково, даже при разных способах стерилизации.

Концентрация водородных ионов в растворах (табл. 59) остается при периодических промываниях в начале культуры довольно постоянной и колеблется в незначительных пределах — от 5.0 до 5.2, в отличие от плесневых грибов, где pH доходит до 5.8—6.4. Наличие кристаллов, обнаруженных при микроскопии в тканях листьев, говорит за то, что выделяемые кислоты связываются имеющимися в листьях основаниями. К концу опыта,

Таблица 58

Разложение листьев клена *Collybia dryophila* в опытах с периодическим промыванием

№ опыта	Первоначальный вес листьев (в г)	Общая убыль в весе (в г)	Продолжительность культур	Вес карпофоров (в г)	Количество веществ, перешедших в раствор (в г)		Количество веществ, израсходованных на дыхание (в г)	Количество веществ в % от исходного		
					после каждого промывания	сумма		перешедших в раствор	израсходованных на образование карпофоров	израсходованных на дыхание
1	3.4536	1.5180	3.5 м.	0.3270	0.3524 0.0955	0.4479	0.7431	12.96	9.47	21.22
2	3.4536	1.7000	3.5 м.	0.2356	0.2685	0.3410	1.1234	9.87	6.82	32.53
3	3.4536	2.4510	10 м.	0.1330	0.0725 0.3680	0.8366	1.4814	24.22	3.84	42.89
Контроль	4.5900	1.2130	—	—	0.1235 0.0482 0.2969 0.9700 0.1220 0.1204	1.2124	—	26.41	—	—

Таблица 59

pH растворов в опытах с периодическим промыванием

№ опыта	Порода	Количество промываний	pH	№ опыта	Порода	Количество промываний	pH
1	Дуб	1	5.0	1	Клен	1	5.0
		2	5.2			2	5.0
2	»	1	5.2	Контроль	Дуб	1	5.0
						2	5.2
						3	5.2
3	»	1	5.0				
		2	5.0				
		3	5.0	То же	Клен	1	5.2
		4	4.2			2	5.2
						3	5.2

однако, pH снижается до 4.2, что указывает уже на недостаток оснований.

Представляют интерес в связи с вышеизложенным данные по весу плодовых тел, образовавшихся в условиях периодического промывания. Эти наблюдения интересны потому, что в колбы с культурами не было прибавлено ничего, кроме воды, и в опыте произошло развитие плодового тела за счет органических веществ листа. Следовательно, для образования плодовых тел гриба в листьях имеются все необходимые вещества. На табл. 57 и 58 приводится соотношение между количеством листьев в культурах и весом плодовых тел.

Из таблиц видно, что вес образовавшихся плодовых тел не превышает 10 % от общей листовой массы, за счет которой эти грибы образуются. Нужно, однако, иметь в виду, что для образования плодового тела необходимо предварительное развитие значительной массы грибного мицелия.

Приведенные выше материалы дают представление о количестве веществ, извлекаемых из листьев благодаря жизнедеятельности гриба. Количество веществ, перешедших в раствор, нами было точно учтено. Вычитая количество веществ, перешедших в раствор, и вес образовавшихся плодовых тел из общей потери веса, можно определить количество веществ, потраченных на дыхание грибов (энергетический процесс).

Как видно из таблиц расход веществ на дыхание у *Collybia* достигает значительной величины (44%), на много превосходящей ту же величину у плесневых грибов, в то время как процент веществ, перешедших в раствор, у плесеней и у *Collybia*, как мы уже указывали выше, более или менее одинаков.

Остаток после опыта представляет собой сложную массу, состоящую из неразложившихся элементов листа, нерастворимых продуктов жизнедеятельности гриба и грибного мицелия. В то время как в опытах с плесенями в остатке превалируют ткани листа, в опытах с базидиомицетами уже простым глазом можно видеть, что значительная масса оставшегося вещества приходится на долю грибного мицелия. Разделить эти два компонента в настоящий момент не представляется возможным, так как до сих пор не было выработано соответствующей методики.

Изучение природы растворимых и нерастворимых веществ, образующихся в результате развития гриба, представляет большой интерес как в физиологическом отношении, так и со стороны значения этих веществ для почвообразования.

Опыты с Marasmius androsaceus

Параллельно с опытами по разложению листьев культурами *Collybia* были поставлены также исследования с *Marasmius androsaceus*.

Гриб этот на агаризованном сусле образует сперва белую бархатистую, затем быстро окрашивающуюся в фиолетово-коричневый цвет пленку. При посеве на листья дуба культура развивается очень своеобразно, мицелий распространяется по листьям не равномерно, а в виде белых ветвящихся тяжей, главным образом вдоль жилок, но одновременно с этим и по поверхности листьев начинает развиваться мицелий гриба, образующий в конце концов на листьях сплошные матово-кожистые пленки своеобразного красновато-фиолетового цвета. С окончательным развитием гриба вся поверхность листьев покрывается налетом грибных гиф. Плотные розовато-фиолетовые пленки грибного мицелия связывают в сплошную пористую массу листья, находящиеся в колбе. Образования плодовых тел, несмотря на длительную культуру, не наблюдалось.

Рис. 52. Дубовый пень с плодоношениями *Hypholoma sublateritium* (пень сильно разложился и покрыт листьями).

Микроскопическая картина разлагающихся листьев в общем похожа на то, что мы наблюдали у *Collybia*, но процесс распада идет не так равномерно. Пронизанные мицелием гриба листья обесцвечиваются постепенно, что сопровождается исчезновением содержимого клеток и разрушением клеточных стенок. Клетки, в которых содержимое отсутствует, наполнены большим количеством чрезвычайно мелких кристаллов, одновременно попадаются и друзы, но в меньшем количестве, чем у *Collybia*.

Среди разрушающихся тканей листьев можно заметить изредка образование ризоморф, типичных для видов *Marasmius*, в виде тонких коричневых тяжей, расширяющихся в месте прикрепления к листу. Тяжи эти (шириной не более 80 μ) имеют тонкую исчерченность. Сосу-

дисто-волокнистые пучки в тех участках, где лист сильно разложился, легко разрываются, но механические волокна не распадаются так свободно, как мы это наблюдали у *Collybia*. Реакция на лигнин с соляной кислотой и флороглюцином также сохраняется значительно дольше и может быть обнаружена в сосудисто-волокнистых пучках, уже подвергшихся значительному распаду. В этих пучках можно видеть большое количество кристаллов, расположенных рядами вдоль клеточных стенок. В этих опытах, как и в опытах с *Collybia*, мы не можем считать разложение законченным, так как при последнем увлажнении культур рост еще не прекратился.

Результаты опытов с разложением листьев дуба культурой *Marasmius* при периодическом промывании представлены в табл. 60.

Таблица 60

Разложение листьев дуба *Marasmius androsaceus* в опыте с периодическим промыванием

№ опыта	Первоначальный вес листьев (в г)	Вес листьев после опыта (в г)	Общая убыль в весе		Количество веществ, перешедших в раствор		Количество веществ, израсходованных грибом		Продолжительность культур	Количество промываний
			в г	в %	в г	в %	в г	в %		
1	3.4664	2.2370	1.2294	35.46	0.3426	9.89	0.8868	25.57	5 м.	2
2	25.9980	11.6885	14.3095	55.04	2.4473	9.42	11.8622	45.62	9 »	2

Как видно из таблицы, общая потеря веса доходила до 55%, но в некоторых опытах были получены и более низкие цифры (36%). По нашим наблюдениям, здесь большое значение имеет скорость подсыхания культур *Marasmius*.

В опытах, где для культуры было взято 25 г листьев и условия для сохранения влаги благодаря массе листьев были более благоприятны, чем в маленьких колбах с 4-граммовыми навесками, степень разложения была выше.

Таким образом, как микроскопическая картина, так и прямое определение потери веса показывают, что *Marasmius* несколько уступает в энергии разложения *Collybia*, но превышает энергию разложения у плесеней.

Опыты с чистыми культурами базидиальных грибов показали, что среди них можно выделить специфическую группу, состоящую из видов, обладающих способностью разрушать листья подстилки. Характерным внешним признаком разрушения является побеление листьев и потеря ими механической прочности. К этой группе можно отнести ряд видов *Collybia*, *Marasmius androsaceus*, *Lepiota procera*, *Clitocybe nebularis* и некоторые другие.

Результаты опытов по разложению листьев чистыми культурами *Collybia dryophila* и *Marasmius androsaceus* с периодическим промыванием показывают, с какой интенсивностью может итти разложение. При этом обнаружено, что интенсивность распада значительно превышает наблюдавшуюся нами интенсивность распада в этих условиях под действием плесневых грибов.

Микроскопия разлагающихся листьев в опытах с базидиомицетами показывает интересную картину постепенного исчезновения сначала содержимого клеток, затем клеточных стенок и, наконец, разрушения лигнифицированных элементов.

Как уже было выше указано, в литературе до сих пор опубликовано очень мало исследований, дающих представление о группе грибов, вызывающих распад подстилок.

Имеются только единичные работы. Среди них надо отметить работы Фалька (Falck, 1930), Ваксмана (Waksman, 1931), Линдберга (Lindberg, 1944), Мелина (Melin, 1946).

Опыты Фалька (1930) с *Coniophora cerebella* на хвое проведены без учета взаимоотношений, существующих в природе, так как *Coniophora* является типичным разрушителем древесины и на подстилке не развивается; то же можно сказать и о некоторых опытах Ваксмана.

Значительно ближе к реальным природным условиям работы Линдберга (1944), который изучал грибы из рода *Marasmius*, развивающиеся действительно на подстилке. Однако этот автор не получил для *Marasmius androsaceus* тех величин распада, какие были получены нами, что показывает на важность применения системы периодического промывания в таких опытах.

Исследования Фалька над *Agaricus (Clitocybe) nebularis* также интересны, так как мы имеем здесь дело с подстилочным грибом, но выводы, сделанные Фальком, не совпадают с нашими.

Сделанные нами наблюдения при микроскопическом анализе побелевших листьев, находящихся в конечной стадии разложения, позволили установить, что в таких листьях исчезает в первую очередь клетчатка, в то время как отдельные лигнифицированные элементы еще остаются.

Опыты Мелина были проведены главным образом для исследования влияния экстрактивных веществ из лесных подстилок на развитие грибов.

На основании своих экспериментов автор делает вывод о наличии существенных физиологических особенностей микоризных грибов, резко отличающих их от обычных подстилочных сапрофитов.

В заключение необходимо еще отметить, что на основании полученных нами данных можно сделать некоторые весьма существенные выводы о характере распада подстилок.

Из опытов с *Collybia dryophila* и *Marasmius androsaceus* можно было видеть, что эти грибы без всякого добавления извне веществ могут осуществлять почти полную минерализацию листьев.

Следовательно, все необходимые для развития минеральные вещества прочно удерживаются мицелием гриба и не извлекаются даже при очень интенсивном промывании, значительно более энергичном, чем в природных условиях.

Эти наблюдения ставят под сомнение выводы, сделанные Кравковым, о вредном действии промывания на течение процессов разложения подстилки, выражающемся в выносе оснований и в изменении реакции в сторону подкисления.

Окончательно, однако, вопрос о динамике процессов распада может быть решен только на базе точных химических анализов продуктов разложения листьев различными видами грибов.

ВЫВОДЫ

ЭКОЛОГО-СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе описаны микроорганизмы, принимающие участие в разложении растительных остатков в дубравах, целинной степи и полезащитных лесных полосах. При этом было установлено следующее:

1. При исследовании разложения растительных остатков в лесу в первую очередь необходимо установить причины отмирания дерева. Из проведенного анализа причин гибели дуба можно было видеть, что паразитные грибы, в особенности опенок, являются одним из важнейших факторов, обусловливающих отмирание деревьев в условиях лесостепной зоны.

2. Распад древесины дуба осуществляется комплексной флорой различных грибов. Установлены 3 стадии распада: I — стадия паразитных грибов, II — стадия основных разрушителей, III — стадия красной гнили.

I стадия обусловливается деятельностью различных паразитных грибов; во II стадии происходит основной процесс разрушения лигниноцеллюлозного комплекса благодаря заселению отмершей древесины основными разрушителями; для дубовой древесины это будут *Daedalea quercina*, *Polystictus versicolor* и др. III стадия характеризуется развитием на остатках древесины шляпочных грибов, довершающих процесс распада. Наиболее характерными для древесины дуба являются *Mycena polygramma*, *Mycena epipterigia* и *Hypholoma sublateritium* (рис. 52).

Сопоставление микофлоры дубовой древесины с микофлорой хвойных показывает, что видовой состав грибов, развивающихся на дубовой древесине, значительно богаче и разнообразнее микофлоры, разрушающей древесину хвойных.

Микофлора подстилок в дубравах также отличается большим разнообразием высших грибов. В различных типах дубрав найдено более ста видов. Кроме спелых насаждений, были исследованы молодые дубняки. Микофлора таких дубняков беднее, чем в спелых насаждениях.

Установлен порядок постепенного появления новых видов по мере дифференцировки насаждения.

3. По характеру питания высшие грибы разделены на следующие группы: а) микоризные грибы; б) ксилофаги; в) подстилочные сапрофиты; г) гумусовые сапрофиты; д) карпофилы (развивающиеся на плодах); е) копрофилы (развивающиеся на навозе).

На листьях подстилки описана группа сумчатых грибов, объединенных под названием «мезоскопических». Приводятся данные по биологии этой группы.

4. Исследование бактериальной флоры дубрав показало, что наличие лиственного опада приводит к обогащению ее состава по сравнению с чисто хвойными насаждениями такими группами, как целлюлозоразлагающие и нитрифицирующие бактерии.

В группе микроскопических грибов можно установить ряд форм, широко распространенных в самых разнообразных экологических условиях, как *Cladosporium herbarum*, *Tieghemella Tieghemii*, *Trichoderma lignorum*, но имеются и специфические формы.

Посевы на элективные среды позволяют выделить своеобразную флору микроскопических грибов, развивающихся на клетчатке. К таким формам относятся пикнидиальные, как, например, виды *Phoma*, *Chaetomella*, из сумчатых виды *Chaetomium* и некоторые другие.

5. Исследование микофлоры заповедных степных участков показало, что на разлагающихся травянистых растительных остатках развивается обильная грибная флора и, в частности, высшие базидиальные грибы, играющие, повидимому, существенную роль в разложении органических веществ в некошеных степях. Микробиологическое обследование залежных степных участков позволяет сделать следующие выводы: наибольшей бактериальной активностью отличается степная подстилка,

особенно ее нижний слой, где обнаружено максимальное количество гнилостных, целлюлозоразрушающих и нитрифицирующих бактерий.

Помимо бактериальной флоры, из подстилки и почвы целинного степного участка выделена разнообразная флора микроскопических грибов, носящая своеобразный характер.

К специфическим формам, связанным с разложением травянистой растительности, можно отнести *Sordaria*, *Ascochyta*, ряд видов *Penicilium* и *Phoma*, не выделявшихся из лесной подстилки.

Сопоставление степной почвы с окультуренной почвой полей того же района показывает, что групповой состав микрофлоры здесь более или менее однороден, в видовом же составе наблюдаются существенные различия.

В отношении микроскопических грибов различия сказываются особенно на составе грибов, разлагающих клетчатку. Обращает на себя внимание в почве полей обилие видов *Chaetomium*, что, повидимому, связано с наличием разлагающихся пожнивных остатков (соломы).

6. Анализ микофлоры лесных полос показал, что характер и состав грибных ассоциаций, возникающих в лесных полосах, находится в тесной зависимости от их ширины. В широких лесных полосах микофлора носит в общем лесной характер, хотя по своему составу она и беднее, чем в естественных лесах.

Из микоризных грибов в лесных полосах несомненно могут развиваться, по нашим наблюдениям, следующие виды: в дубовых полосах — *Boletus subtomentosus*, *Scleroderma aurantium*, ряд видов *Russula*; в березовых полосах — *Lactarius plumbeus*, *Amanita muscaria*, *Amanitopsis vaginata*, *Boletus scaber*; в сосновых — *Boletus granulatus* и другие виды масленков.

В лесных полосах многие микоризные виды отсутствуют. Учитывая их практическое значение как съедобных форм, надо считать весьма желательным создание полноценной грибной флоры в лесных полосах, для чего может быть использована интродукция наиболее полезных видов. При эксплоатации лесных полос необходимо учитывать характер микофлоры, развивающейся на остатках древесины, и по возможности не допускать развития таких форм, которые могут в дальнейшем представить опасность для живых деревьев.

Для защиты лесных полос от проникновения вредных грибов важно соблюдение ряда профилактических мер, как то: а) карантин на попадающую извне древесину; б) запрещение использования посадочного материала из зараженных районов; в) сохранение карантинной зоны между лесными полосами и ближайшим инфицированным массивом и, наконец, уничтожение очагов инфекции в случае их появления в лесных полосах.

Особое внимание следует уделить опенку, имеющему широкое распространение в дубравах лесостепной зоны.

При обследовании флоры микроскопических грибов в лесных полосах можно было констатировать наличие, с одной стороны, форм, характерных для леса и связанных с разложением лиственной подстилки, с другой стороны — форм, свойственных почвам степи и поля, как, например, *Chaetomium* и некоторых видов *Penicillium*.

Таким образом, можно видеть, что флора микроскопических грибов в лесных полосах, так же как и высших грибов, носит на себе отпечаток их происхождения и содержит элементы леса и степи.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. В работе приводится описание методов выделения чистых культур мезоскопических и микоризных грибов и обычных сапрофитов, развивающихся на подстилке и древесине.

2. Приводится общая характеристика выделенных культур, способность их развиваться на водных экстрактах из листьев и на других субстратах.

3. На основании опытов с заражением листьев дуба чистыми культурами установлены следующие группы.

а) Грибы, неспособные развиваться в культурах на опавших листьях. Сюда могут быть отнесены микоризные грибы, мезоскопические грибы (*Mycosphaerella punctiformis*) и некоторые из плесневых.

б) Грибы, развивающиеся на листьях, но не вызывающие энергичного их распада. К этой группе может быть отнесен ряд плесневых, сумчатых и пикнидиальных грибов, выделенных из подстилки дубрав: *Cladosporium herbarum*, *Alternaria tenuis*, *Trichoderma lignorum* и *Köningi*, *Penicillium kiliense*, *Phoma* sp., *Leptosphaeria* sp., *Mycogone nigra*.

в) Грибы, способные к энергичному разложению опавших листьев. К этой группе принадлежит ряд видов базидиальных грибов из родов: *Collybia*, *Marasmius*, *Lepiota*, *Clitocybe*.

Разложение сопровождается побелением листьев и потерей ими механической прочности. Эти грибы выделены в группу «подстилочных сапрофитов».

4. Разработана методика экспериментов с разложением растительных остатков чистыми культурами и смесями микроорганизмов с применением периодического промывания при условии сохранения стерильности. Для этой цели использованы специальные колбы со сливными трубками. Периодическое увлажнение и удаление растворимых продуктов обмена путем промывания создают условия, аналогичные природным.

5. Поставлены опыты с разложением листьев дуба и клена по описанной методике со следующими видами грибов: *Cladosporium herbarum*, *Trichoderma lignorum*, *Penicillium kiliense*, *Phoma* sp., *Mycogone nigra*, *Collybia dryophila*, *Marasmius androsaceus*.

Из бактериальных форм были испытаны культуры бактерий из рода *Cytophaga*.

Проведенные опыты показали, что энергичнее всего распад идет под воздействием базидиальных грибов.

В опытах с *Collybia dryophila* и *Marasmius androsaceus* было получено от 40 до 70% потери веса от всей массы листьев, взятых в опыт, при условии периодического промывания.

С плесневыми грибами потеря веса не превышала 30%. Наименьший эффект дали опыты с культурой целлюлозоразрушающих бактерий (*Cytophaga* sp.).

На основании проведенных опытов можно сделать вывод, что наибольшее значение в разложении лиственного опада в лесу имеет ряд видов базидиальных грибов, отнесенных нами к группе подстилочных сапрофитов.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. Растительность разновозрастных залежей Каменной Степи. Тр. Бот. инст. АН СССР, серия III, вып. I, 1933.

Бородаевский П. П. Усыхание леса в Маяцкой даче Маяцкого лесничества. Лесной журнал, вып. 6, 1909.

Вакин А. Т. Грибные болезни и другие пороки дубрав. 1932.
Вильямс В. Р. Почвоведение. Сельхозгиз, 1947.
Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд. АН СССР, 1949.
Дикуссар М. М. О причинах медленного распада гумуса в почве. Тр. Моск. с.-х. акад. им. Тимирязева, вып. 30, 1945.
Ильинский А. И. и Кобозев А. Н. Инвазии непарного шелкопряда в Теллермановском лесхозе и их влияние на прирост дуба. Научн. зап. Воронежск. лесохоз. инст., т. V, серия II, 1939.
Имшенецкий А. А. Экология пигментных микроорганизмов. Защитная роль каратиноидов. Микробиология, т. XV, вып. 5, 1945.
Имшенецкий А. А. Экология пигментных микроорганизмов. Антагонистическое действие пигментов. Микробиология, т. XVI, вып. 1, 1946.
Ключников Ю. В. Описание насаждений Каменно-степного оазиса. Тр. Каменно-степной Гос. селекц. ст., 1940.
Ковровцева С. А. Методика исследования процесса денитрификации в почве. Тр. Отд. с.-х. микробиолог., т. IV, 1929.
Костычев П. А. Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства. I. Образование чернозема. СПб., 1886.
Костычев П. А. Образование и свойства перегноя. Тр. СПб. общ. естествоисп., отд. ботаники, вып. 20, 1889.
Кравков С. П. О процессах отщепления растворимых минеральных продуктов из разлагающихся растительных остатков. Ж. О. А., т. IX, 1908.
Кравков С. П. Материалы по разложению растительных остатков в почве. СПб., 1908.
Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. Изд. АН СССР, 1949.
Красильников Н. А. и Никитина Н. И. Влияние разлагающихся корней на состав микрофлоры в почве. Почвоведение, № 2, 1945.
Красильников Н. А., Рыбалкина А. В., Габриелян М. С., Кондратьев Б. М. К микробиологической характеристике почв Заволжья. Труды комиссии по ирригации АН СССР, вып. 3, 1944.
Курсанов Л. И. и Шкляр М. Н. 1938. Сравнительное изучение микофлоры московских и батумских почв. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., 1938.
Лагерев А. Н. Усыхание пойменных лесов на юго-востоке. Лесн. хоз., № 11, 1939.
Мишустин Е. Н. и Тимофеева А. Г. Смена микрофлоры при процессе разложения органических остатков в связи с развитием в почве Bac. mycoides. Микробиология, т. XIII, вып. 6, 1944.
Науменко И. М. Усыхание дуба в Шиповом лесу ЦЧО. Сб. «Хозяйство ЦЧО», 1930.
Науменко И. М. Усыхание дуба в Воронежском Государственном заповеднике и лесхозах Воронежской области. Тр. Воронежск. заповедн., вып. III, 1949.
Райло А. И. Материалы по изучению почвенных грибов. Бюлл. Отд. землед. Гос. Инст. опытн. агрон., № 6, 1928.
Ремезов Н. П. Емкость поглощения и состав обменных катионов в главнейших типах почв. Почвоведение, № 5, 1938.
Рихтер А. А. и Вернер В. А. Опыт учета флоры грибов в почвах Нижне-Волжского края. Журн. опытн. агрон. Юго-Востока, т. IX, вып. 1, 1931.
Самофал С. А. К вопросу о массовом усыхании дуба. Лесн. хоз., № 12, 1929.
Самуцевич М. М. К вопросу о почвенной грибной флоре. Материалы по микологии и фитопатологии, вып. I, 1927.
Соловьев Ф. А. Грибные болезни дубрав Шипова леса и Теллермановской рощи. Труды Лесотехн. акад., вып. 6, 1936.
Стратонович А. И. и Заборовский Е. П. Причины усыхания Шипова леса. Тр. и исслед. по лесн. хоз. и лесн. пром., вып. 11, 1931.
Тольский А. П. Лесное хозяйство и лесопромышленность, № 10, 1929.
Топчевский А. В. Причины массового усыхания дуба в Ольховатской даче Подольской губернии. Изв. Лесн. инст., вып. 22, 1912.
Частухин В. Я. Исследования по физиологии грибов. Материалы по микологии и фитопатологии, вып. II, 1929.
Частухин В. Я. Исследования по физиологии грибов. I. Домовые грибы. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. IV, вып. 3, 1937.
Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биология почв. Исследования по распаду растительных остатков в хвойных лесах. Изд. Главн. Управл. по заповедн., М., 1948.
Яковлев Ф. С. Фитоценологическое и эколого-анатомическое изучение сухостоя дуба. Тр. Воронежск. заповедн., вып. III, 1949.

Baltz. Das Absterben der Eichen in Westfalen. Ztschr. f. Forst und Jagdwesen, 1913, S. 793.
Baumgarten. Das Absterben der Eichen in Westfalen. Ztschr. f. Forst und Jagdwesen, 1913, S. 657.
Bliss Donald E. Controling Armillaria root in citruss California Agricultural Experiment station (mimeoprint). California citrograph, v. 30, N. S. Los Angelos, 1945, p. 130—132, 154—155.
Childs a. Zeller. Observation on Armillaria root of orchard Trees. Phytopatologie, v. XIX, 1929, p. 869.
Demorlaine. La grande misère du chêne dans nos forêts. Fr. Rév. des eaux et des forêts, v. LXV, VI sér., 1927.
Falck R. Nachweise der Humusbildung und Humuscersetzung durch bestimmte Arten höheren Fadenpilze im Waldboden. Forstarch. 6, 1930.
Fecher D. Untersuchungen über Microbiologie des Waldbodens. Berlin, 1933.
Garret I. D. Ecology of the root inhabiting Fungi. Biol. rev. Cambrige Philos. soc., v. 25, № 2, 1950, p. 220.
Georgevitsch P. Armillaria mellea (Vahl.) cause du desséchment des forêts de chêne en Jougoslavie. C. R. Acad. sc., CLXXXII, 1926.
Joung. Carbohydrate absorption by roots of pinus taeda. The Queensland Journ. Agric. sc., vol. 4, № 1—2, 1947.
Klebahn H. Haupt- und Nebenfruchtformen der Ascomyceten. T. I, Leipzig, 1918.
Leach. Biological control and ecology of Armillaria mellea (Vahl) Fr. The Brit. Mycol. Soc. tr., v. XXIII, IV, 1939, p. 320.
Lindberg G. Über die Physiologie ligninabbaunder Bodenhymenomyceten. Symbolae botanicae Upsalenses, v. VIII, 1944.
Melin E. Methoden der experimentellen Untersuchung mykotropher Pflanzen. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, 4, 1936.
Melin E. Der Einfluss von Waldstreuextrakten auf das Wachstum von Bodenpilzen mit besonderer Berücksichtigung des Wurzelpilze von Bäumen. Symbolae botanicae Upsolenses, v. VIII, 3, 1946.
Modes O. Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. Symbolae botanicae upsalenses, v. V, 1941.
Münch E. Armillaria mellea. Hymenomycetineae. Handb. d. Pflanzenkrankh. Sorauer. Bd. III, Aufl. 5, 1924, S. 393.
Osmaston. Mortality among oak. Quart. Journ. of Forestry, XXI, 28, 1927.
Reitsma I. Studien über Armillaria mellea (Wahl.) Quel. Phytopath. Ztschr., 4, 1932, S. 461—522.
Robinson Mortality among oak. Quart. Journ. of Forestry, XXI, 25—27, 1927.
Stapp und Bortels. Zbl. für Bact., abt. II, 1934.
Waksman. S. A. Decomposition of the various chemical coustituents of complex plant materials by pure culturs of fungi and Bacteria. Arch. f. Microbiol., 2, 1931, 136—154.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

В. Ф. КУПРЕВИЧ, М. А. ЛИТВИНОВ, Е. Н. МОИСЕЕВА,
К. А. РАССАДИНА и В. П. САВИЧ

ЛИШАЙНИКИ КАК ИСТОЧНИК АНТИБИОТИКОВ[1]

Одним из актуальных вопросов в исследовании растительных ресурсов является изыскание новых источников антибиотиков. Наряду с хорошо известными продуцентами антимикробных веществ из мира грибов, актиномицетов и бактерий несомненно могут быть также использованы и лишайники. Довольно многочисленные изыскания антибиотиков среди лишайников в течение последнего десятилетия в ряде стран с несомненностью показали наличие у этой группы низших споровых растений значительного источника веществ, обладающих антибактериальными свойствами. Дальнейшее глубокое изучение антибиотиков, полученных из лишайников, может представить общетеоретический и важный практический интерес для лечебной медицины.

Первые сведения о применении лишайников как лекарственных растений народной медициной относятся к далекому прошлому. Имеются указания об использовании лишайников в лечебных целях в Египте еще за 2000 лет до нашей эры. Средневековая медицина в своем арсенале лечебных средств имела немало лекарственных препаратов, изготовленных из лишайников. Однако следует упомянуть, что тогда исходным положением в применении лишайников часто бывал не только действительно лечебный эффект, но и широко распространенные мистические представления о какой-то связи между внешним видом растений и отдельными частями тела или внутренними органами человека, подвергшимися заболеванию. Так, например, лишайник *Lobaria pulmonaria*, напоминающий своим внешним обликом общее строение легкого, применялся при воспалении легких; лишайник *Usnea barbata*, имеющий некоторое сходство с волосами, применялся при болезни волос, и т. д. Совершенно очевидно, что в эти времена в лечебном применении лишайников было много абсурдного, но в отдельных случаях средневековая народная медицина, используя некоторые виды лишайников в качестве лекарственных средств, достигала определенных положительных результатов в излечении отдельных недугов. Несколько видов лишайников постепенно прочно входят в тогдашнюю фармакопею. Так, в 1749 г. известный ботаник Линней отмечает семь видов лекарственных лишайников — *Lichen saxatilis*, *L. islandicus*,

[1] Статья «Лишайники как источник антибиотиков» была получена редакцией в декабре 1949 г. В конце 1951 г. библиотекой Ботанического института был получен журнал «Endeavour» (vol. X, № 38, 1951, pp. 95—99), где помещена статья: Bustinza Florencio. Antibacterial substances from lichenes (pp. 95—99). Сведения из этой статьи не вошли в уже сданный в печать и публикуемый нами обзор. *Редакция.*

L. pulmonarius, *L. aphthosus*, *L. caninus*, *L. cocciferus*, *L. plicatus*, широко используемых в медицине.[1]

Из работ второй половины XVIII и первой половины XIX в. — периода наиболее широкого применения лишайников во врачебном деле — обращают на себя внимание исследования Виллеме (Willemet, 1787) и Аморё (Amoreux, 1787), сообщенные в мемуарах Лионской академии наук. Виллеме приводит сравнительно большой для того времени список лишайников, пригодных для различных нужд человека. Из 37 лишайников, упомянутых им в этом списке, 12 использовались для изготовления различных лекарств. Лишайники употреблялись при различных заболеваниях. Так, например, изготовленный из лишайника *L. saxatilis* (*Parmelia saxatilis*) тампон использовался для остановки носового кровотечения. Лишайники *L. jubatus (Bryopogon jubatum)*, *Lichen iolithus* давали терапевтический эффект при воспалениях (нарывах) и других заболеваниях кожного покрова; лишайник *L. barbatus* с успехом применялся при желтухе. Большинство же лишайников использовалось главным образом при легочных болезнях. Из них наиболее часто в медицине употреблялся лишайник *L. pulmonarius*. В работе Аморё мы находим краткие морфологические описания видов лишайников с указанием, где они произрастают и в каких странах и при каких заболеваниях используются как лекарственные растения. Автор также делает свои весьма ценные критические замечания по поводу лечебных свойств отдельных лишайников. Так, например, под № 11 он приводит лишайник *L. pyxidatus*, из которого изготовляется средство против судорожного кашля у детей, отмечая при этом успешное применение его русским врачом Везелем в 1777 г. в Петербурге. В другом случае, когда упоминается лишайник *L. caninus*, который англичане якобы блестяще применили при лечении бешенства, автор сводки выражает большое сомнение в достоверности этого факта.

В 1809 г. И. А. Луйкен (Luyken) дал довольно полную сводку сведений об использовании лишайников.

Он писал: «Северные страны не могли бы быть обитаемы людьми, если бы они были лишены лишайников. Здесь эти растения служат главной пищей животным и людям. От лишайников, главным образом от *Lichen rangiferinus*, зависит здоровье и благосостояние всей Лапландии» (стр. 22). Далее, ссылаясь на ряд работ, он пишет, что некоторые хозяйственники рекомендуют употребление лишайников как корма для скота и утверждают, что от этого питания быки, телята и овцы тучнеют, то же относится к свиньям и отощавшим лошадям, поправляющимся на исландском лишайнике через 3—4 недели. Многие лишайники употребляются в пищу также и людьми. Ссылаясь на работы Линнея, он приводит в качестве пищевых лишайников *Gyrophora vellea*, *Cetraria islandica*, *Gyrophora proboscidea* и *Cladonia rangiferina*. При подмеси *Evernia prunastri* к хлебу последний получает приятный запах.

Относительно употребления лишайников в медицине он утверждает, что это «вопрос не новый. Врачующие силы лишайников весьма прославляются в трудах древних медиков, и нет такой болезни, против которой какой-нибудь лишайник не применялся бы с похвалой, но эти труды часто полны суеверия. Однако не все лишайники должны быть пренебрегаемы, потому что очень многие содержат эффективные средства»

---

[1] Настоящие данные мы цитируем по работе: A m o r e u x. Recherches et expériences sur les divers lichens dont on peut faire usage en Médicine et dans les Arts. 1787, p. 51.

(стр. 28). Особенно высоко Луйкен ставит *Cetraria islandica*, о которой он пишет: «Этот лишайник и теперь находится среди самых выдающихся лекарств. Как питающей силой, так укрепляющей и замечательной антисептической силой он выдается. Опыты это утверждают давно. Своею горечью он укрепляет, слизью же питает, и отвар этого лишайника предлагается при чахотке, при внутренних болезнях и при поносе. Очень рекомендуется при застарелом катарре, кровохаркании, чахотке и многих других легочных болезнях. Прочие лишайники теперь совершенно игнорируются, хотя многие, например *Lichen pulmonarius*, *prunastri*, *rangiferinus*, *barbatus*, *hirtus* и др., содержат эффективные части» (стр. 29). И далее: «При поносе *Lichen pulmonarius*, конечно, не должен игнорироваться, но в медицине он реже применяется, чем заслуживает. В нем содержится меньше слизи, но больше горьких экстрактивных частиц, чем так известен исландский лишайник. При одышке и чахотке, желтухе и кровохаркании весьма одобряется. *Lichen prunastri* по причине вяжущей силы рекомендуется для ванн и припарок при выпадении матки, заднего прохода и других болезней, где требуется помощь сжатием» (стр. 30). По сообщению Луйкена, *L. aphthosus* имеет слабительную и противоглистную силу. *Usnea barbata* им рекомендуется для наружного и внутреннего употребления, вследствие вяжущего действия, при кровотечениях и других болезнях, «где требуется помощь сжатием». Он критически рассматривает разные другие указания о видах лишайников, лечащих те или другие болезни, и заключает, что лишайники достойны более глубоких исследований.

Из работ несколько более позднего периода необходимо указать еще на медико-фармакологическую флору Костелецкого (Kosteletzky, 1831), в которой приведено 23 вида лишайников, имеющих те или иные лечебные свойства. Среди них обнаруживаем ряд новых, ранее не упоминавшихся видов, как, например, лишайник *Thamnolia vermicularis*, употреблявшийся при желудочных болезнях, и лишайник *Variolaria* — при лихорадящих заболеваниях как жаропонижающее средство. Наконец, наибольшее количество видов лекарственных лишайников мы встречаем у Розенталя (Rosenthal, 1862) в его обширном обзоре всех полезных и ядовитых растений мира. Автор дал 32 видам лишайников положительную оценку в смысле их применения в медицине. В обзоре указаны также и ядовитые лишайники, как, например, виды *Gyrophora*, случайно употребленные охотниками (в Америке) в пищу и вызвавшие у них отравления.

В конце XIX и начале XX в., в связи со значительным развитием научной медицины, лечащие врачи реже обращаются к народным средствам. Предаются забвению многочисленные народные лекарственные растения, некогда широко и успешно применявшиеся при лечении человека. Это особенно относится к низшим споровым растениям и, в частности, к лишайникам. В ряде исследований этого периода, посвященных лекарственным растениям, лишайники или абсолютно отсутствуют, или, в лучшем случае, указывается один вид *Cetraria islandica*. Кстати следует упомянуть, что многие авторы к *C. islandica* относили совершенно различные виды лишайников. Примером этого может служить ботанический словарь Анненкова (1859). На стр. 93 автор словаря пишет: «Исландский мох (*Cetraria islandica*) [в качестве синонимов приводит: мох жесткий, березовый мох, дубовые лапти] имеет большое употребление в медицине от чахотки, грудной боли, кашля. . .». Вместе с тем на стр. 395 им вновь упоминается лишайник *Cetraria islandica*, но уже под названием «стародуб», который применяется в виде «декокта при чахотке и вообще

грудных болезнях». Анненков полагал, что в обоих случаях он имел дело с исландским мхом (*Cetraria islandica*). В действительности лишайники «стародуб» и «дубовые лапти» следует отнести к *Lobaria pulmonaria*, а «березовый мох» — несомненно к роду *Parmelia*.

Останавливаться на разборе других работ, касающихся лишайников как народно-лечебных средств, нет необходимости, ибо они ничего нового и принципиального в рассматриваемый нами вопрос не вносят.

Таким образом, внимание к лишайникам как лекарственным растениям со стороны современной научной медицины было явно недостаточным. Лишь в последнее время оно значительно возросло. Примером этого является докторская диссертация Е. Е. Граната (1938) на тему «Противоцынготное действие ягеля» и его же статья (1935) под названием «Лечение цынги ягелем», где излагаются результаты лечения скорбута лишайником *Cetraria cucullata*. Ежедневный прием от 50 до 100 г лишайника дал быстрый и стойкий терапевтический эффект без каких-либо вредных побочных явлений. Основным исцеляющим фактором автор считает наличие в лишайнике витамина «С». Однако при тщательной проверке в химической лаборатории Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР витамина «С» в лишайнике *Cetraria cucullata* вообще не было найдено. Надо полагать, что целебное свойство лишайника *C. cucullata* нужно отнести за счет каких-то других веществ, находящихся в нем.

В журнале «Природа» в 1947 г. была опубликована статья В. В. Иванова об использовании лишайника *Parmelia vagans* в медицине. Известно, что с давних времен русским уральским казачеством этот лишайник под народным названием «порезная трава» употреблялся в виде отваров как хорошее кровоостанавливающее средство. В годы Великой Отечественной войны врач военного госпиталя в Уральске Г. Свиридов успешно использовал при лечении раненых вазелиновую пасту с пармелией. Отвары «порезной травы» обладают также сильно вяжущими свойствами, поэтому ветврач В. С. Анисимов получил хороший результат при лечении ими поносов у телят. Через 3 года после опубликования первой статьи В. В. Иванова он совместно с С. Е. Ивановой (1950) сделал второе сообщение о вновь обнаруженных лечебных свойствах пармелии. Совместно с доцентом М. И. Чушкиным он применил *Parmelia vagans* для лечения незаживающей язвы у лошади, образовавшейся после ранения. Ранее язва не поддавалась излечению в течение 4 лет. На следующий день после обмывания язвы 30%-м отваром пармелии рана совершенно очистилась от гноя, приняв нормальную яркую окраску. В дальнейшем наступило быстрое заживление язвы, и лошадь на 10-й день была выписана из ветеринарной поликлиники. Отвары пармелии так же успешно применялись при лечении воспалительных очагов, случайных порезов, при остановке кровотечения и т. п. Бактерицидное действие пармелии было прослежено в опытах над культурами туфельки. Крепкие отвары вызывали гибель туфелек почти мгновенно. При внесении культуры туфелек в каплю 40%-го отвара пармелии можно было наблюдать, как в первые 1—2 минуты движение у инфузорий резко ускорялось, после чего они останавливались, теряли реснички и, становясь все прозрачнее, наконец исчезали из поля зрения.

В связи с изложением вопроса об использовании лишайников как источника получения различных лекарственных (ядовитых и неядовитых) средств следует остановиться на недавно опубликованной статье В. П. Савича (1948), в которой он обращает внимание читателей на волчий лишайник — *Evernia vulpina*, содержащий ядовитую вульпиновую кислоту. Этот лишайник употребляется крестьянами Швеции, а также лапланд-

цами-оленеводами для уничтожения волков. В. П. Савич указывает, что о ядовитости этого лишайника знал еще Линней, давший ему название «*Lichen vulpinus*», т. е. лишайник волчий. Плотоядные животные гибнут от дозы 20 мг вульпиновой кислоты на 1 кг веса, травоядные животные менее чувствительны к ней. Вульпиновая кислота действует раздражающе на слизистые оболочки, вызывает затруднение дыхания, спазмы, судороги, кратковременное повышение кровяного давления, появление белка и сахара в моче, замедление пульса и нарушение всей центральной мозговой деятельности. Вульпиновая кислота содержится также в лишайниках *Alectoria ochroleuca*, *Chaenotheca chrysocephala*, *Calicium chlorinum*, *Cetraria pinastri*, *Xanthoria parietina*, *Parmelia perlata* и в некоторых других видах.

Для понимания специфических лечебных свойств лишайников необходимо кратко осветить их химическую природу. Как и прочие растения, лишайники в основном состоят из веществ, свойственных вообще всякому растительному организму. Тем не менее существуют некоторые особенности в химическом составе лишайников, присущие лишь этим своеобразным споровым растениям. Так, еще в 1894 г. Берцелиус,[1] а позднее Гессе (Hesse, 1898—1916), Цопф (Zopf, 1907), Фишер (Fischer, 1913) и другие, изучавшие химический состав лишайников, неоднократно указывали, что они содержат целый ряд веществ, почти или совершенно не встречающихся у других представителей растительного мира. Из таковых в первую очередь следует назвать лихенин (лишайниковый крахмал) и некоторые другие, менее изученные продукты, как то: изолихенин, эвернин и др. Кроме того, в химический состав многочисленных видов лишайников входят так называемые лишайниковые кислоты. В настоящее время у лишайников обнаружено свыше 150 кислот. Роль этих кислот в жизни лишайников еще недостаточно ясна. Некоторые исследователи высказывают предположение, что кислоты благодаря горькому вкусу предохраняют лишайники от поедания их животными.[2] Однако известно, что ряд видов лишайников составляет на Крайнем Севере основной корм для оленей. В литературе имеется много данных о поедаемости лишайников улитками и змеями. Возможно также, что лишайниковые кислоты способствуют защите растений от чрезмерно сильной транспирации. Это предположение основано на высоком содержании лишайниковых кислот в разноцветных зернышках, придающих ту или иную окраску коровому слою лишайников, причем в местах сухих и открытых окраска всегда бывает более интенсивной.

Первая лишайниковая кислота была обнаружена еще в 1826 г. химиком Пфаффом, будучи выделена из лишайника *Cetraria islandica*. Затем были открыты и другие лишайниковые кислоты. В результате изучения химических свойств лишайниковых кислот выяснено, что они в большинстве почти или совсем не растворимы в воде. Некоторые из них представляют собою бесцветные вещества, другие окрашены в желтый, красный, бурый или черный цвета. У отдельных видов лишайников содержание кислот достигает 20% сухого их веса (обычно — от 1 до 3%). Нередко у одного и того же вида лишайника обнаруживается несколько кислот. Не все лишайниковые кислоты в химическом отношении одинаково полно изучены. Вопросам химического состава лишайников и,

---

[1] Указания на исследования Берцелиуса имеются в статьях В. П. Савича (1948) и А. Л. Курсанова и Н. Н. Дьячкова (1945).

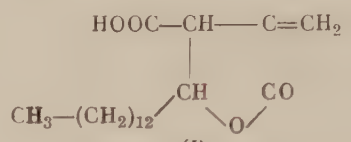
[2] Хранящиеся в Отделе споровых растений Ботанического института Академии Наук СССР гербарные коллекции лишайников не подвергались поражению насекомыми.

в частности, изучению лишайниковых кислот очень много внимания до настоящего времени уделяет группа японских ботаников во главе с Азахина. В 1939 г. Азахина на основании собственных обширных исследований, проведенных в области изучения химии лишайников, сделал попытку по химическим признакам дать классификацию лишайниковым кислотам.

Он разделил их на два ряда: 1) алифатический и 2) ароматический. Каждый ряд в свою очередь подразделяется на группы.

К алифатическому ряду автор относит следующие группы соединений:

а) жирные кислоты и лактоны; сюда принадлежат многие важные лишайниковые кислоты — протолихестериновая, нефростериновая и другие; их химический состав лучше всего может быть представлен протолихестериновой кислотой (I):



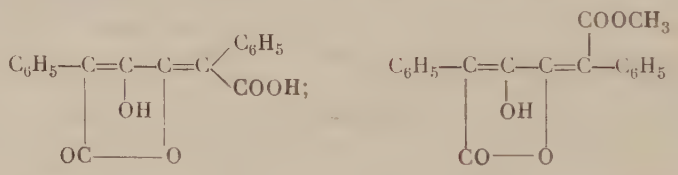
(I)

б) нейтральные вещества, не омыляемые щелочами, их химический состав еще не известен; к этой группе относятся цеорин и лейкотилин;

в) полиалкоголи, которые не могут быть строго классифицированы как лишайниковые кислоты, так как они были найдены и в других организмах; так, эритритол может быть обнаружен в этерифицированном виде с некоторыми лишайниковыми кислотами, как, например, с леканоровой кислотой в эритрине.

К ароматическому ряду принадлежат:

а) пульвиновая кислота (II) и ее производные — вульпиновая, калицин и другие; для вульпиновой кислоты автор приводит структурную формулу (по Шпигелю) (II$_a$):



(II) (IIa)

б) усниновая кислота, структура которой окончательно еще не установлена;

в) тиофановая кислота ($C_{12}H_6O_{12}$);

г) депсиды и депсидоны фенолкарбоновой кислоты орсина; скелет этих молекул имеет следующее строение (III):

депсид депсидон

(III)

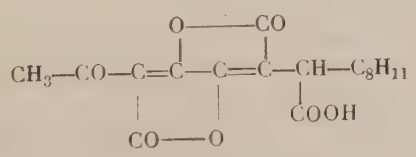
эти соединения интересны в связи с их родством с дубильными веществами у высших растений; многие хорошо известные лишайниковые кислоты принадлежат к этой группе, например леканоровая (парадиорселлиновая), салациновая и другие;

д) производные антрахинона, например париетин (хризофисцин), хорошо известный оранжевый пигмент видов *Xanthoria* и *Placodium (Caloplaca)*.

Из всех лишайниковых кислот широкую известность приобрела усниновая кислота, которая впервые была найдена еще в 1843 г. Рохледером и Хельтом в лишайнике *Usnea barbata*. Позднее было установлено, что усниновая кислота образуется по крайней мере в 70 лишайниках. Наряду с другими лишайниковыми кислотами (вульпиновой, рокчелловой, физодовой, диплоицином, протолихестериновой), согласно исследованиям Маршака (Marshak, 1947, 1950), Штолля, Ренца и Брака (Stoll, Renz und Brack, 1947) и других, усниновая кислота играет существенную роль в антимикробных свойствах многих лишайников. Усниновая кислота обнаруживается у лишайников, главным образом, в форме оптически активных лево- и правовращающих изомеров, а из лишайника *Cetraria islandica* удалось ее выделить и в рацемической форме. Содержание усниновой кислоты в различных лишайниках колеблется от 1 до 3%, но в отдельных видах оно достигает 8%, как, например, у *Alectoria ochroleuca*.

Подробные изучения химических свойств усниновой кислоты Цопфом и другими исследователями показали, что она не растворима в воде, очень мало растворима в горячем этиловом спирте и эфире, хорошо — в кипящем бензоле и хлороформе. В едких щелочах и в растворах карбонатов натрия и калия усниновая кислота растворяется при нагревании, с образованием соответствующих соединений. Ряд авторов — Цопф, Кнопп, Гессе и другие — получали различные соли (K, Na, NH_3, Ag, Ca, Ba, Cu, Pb) усниновой кислоты. Все они были монометаллическими ($C_{18}H_{15}O_7M$), которые в воде или совсем не растворялись, или растворялись в незначительной степени.

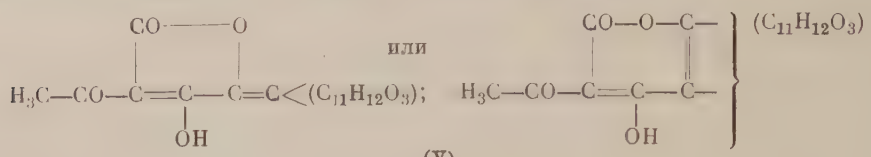
Усниновая кислота, неоднократно полученная, в чистом виде представляет собою кристаллическое вещество; ее кристаллы при рассматривании их невооруженным глазом имеют вид небольших игл, окрашенных в желтый цвет, а при микроскопировании их под сильным увеличением имеют вид удлиненных прямоугольных призм. Температура плавления оптически активной формы усниновой кислоты равна 200—203° С. Путем смешения равных частей лево- и правовращающих изомеров Видману удалось искусственно получить рацемическую неактивную форму. Он предложил структурную формулу для усниновой кислоты в следующем виде (IV):



(IV)

Как это явствует из приведенной формулы (IV), усниновая кислота представляет собою одноосновную кислоту с одной карбоксильной группой. Однако предложенная Видманом структура не нашла подтверждения в ряде дальнейших исследований, касавшихся изучения химического строения усниновой кислоты. Было установлено, что усниновая кислота

не имеет карбоксильной группы и поэтому является энолом кислого характера; ее структуру изобразили следующим образом (V):



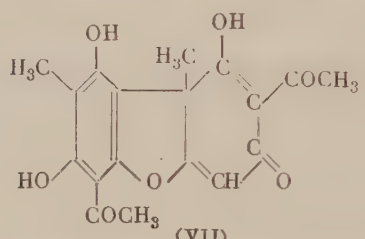
(V)

Азахина и некоторые другие авторы приводят структурную формулу усниновой кислоты в другом виде. Благодаря своей кислой природе усниновая кислота титруется как одноосновная кислота. Усниновая кислота с хлорным железом дает красное окрашивание; в спиртовом растворе она восстанавливает перманганат калия. При взаимодействии с аминами усниновая кислота образует или простые соли, как, например, с метиламином, пиперидином, или дает реакцию по схеме (VI):

$$C_{18}H_{16}O_7 + RNH_2 \rightarrow (C_{18}H_{15}O_6)\ NHR + H_2O$$

(VI)

Следует упомянуть, что у энолов эта реакция вообще часто наблюдается. Последнее обстоятельство еще раз подтверждает правильность существующего представления о том, что усниновая кислота есть не что иное как энол, имеющий кислый характер. В результате дальнейшего химического изучения усниновой кислоты, ей в настоящее время приписывается новая структурная формула, как наиболее вероятная из всех предыдущих (VII):



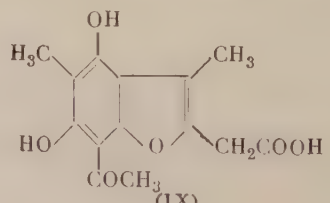
(VII)

Из-за отсутствия у усниновой кислоты карбоксильной группы она не обладает всеми свойствами настоящих кислот. Химически активными являются три водородных атома, несмотря на наличие в ее структуре только двух фенольных гидроксилов. В щелочной среде усниновая кислота подвергается гидролизу, протекающему по уравнению:

$$C_{18}H_{16}O_7 + 2H_2O \rightarrow CO_2 + CH_3COCH_3 + C_{14}H_{14}O_6$$

(VIII)

При этом остается неизмененной основная часть структуры из формулы усниновой кислоты (IX), получившая название усненовой кислоты, которая именно и обладает антимикробной активностью:



(IX)

(Шемякин и Хохлов, 1949; Curd a. Robertson, 1937; Foster, Robertson a. Healy, 1939; Schöpf, 1938; Schöpf a. Ross, 1940).

Переходя к оценке усниновой кислоты как антибиотика, нельзя не отметить, что ее важным биологическим качеством является большая устойчивость антибиотических свойств.

Так, например, в 1949 г. в Отделе споровых растений Ботанического института Академии Наук СССР была случайно найдена среди старых реактивов химически чистая усниновая кислота, полученная еще в 1925 г. из Берлинского исследовательского фармацевтического института. Антибактериальная активность этой усниновой кислоты после 24 лет хранения ее в самых различных температурных условиях, подчас совершенно неблагоприятных, почти полностью сохранилась.

Открытие антимикробных свойств у грибов и водорослей повлекло исследователей разных стран к поискам новых источников антибиотиков среди лишайников, как известно, представляющих собой своеобразный симбиоз сумчатых грибов и зеленых, или синезеленых водорослей.

Уже в 1944 г. появилась работа Беркхольдер и Эванса и др., в которой сообщались результаты изучения антибиотической активности 42 лишайников из флоры США (Burkholder, Ewans, McWeigh a. Thornton, 1944). Испытание антибактериальных свойств осуществлялось по специально предложенному ими методу. Свежесобранные лишайники тщательно измельчались и заливались фосфатно-буферным водным раствором (pH=7.4) из расчета 1 мл раствора на 100 мг веса лишайника. Экстрагирование проводилось при комнатной температуре. Полученные экстракты не подвергались очистке и не отделялись от взвеси лишайника. Эти водные экстракты-суспензии испытывались на наличие у них антимикробных свойств против *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli* и *Bacillus subtilis*. Из 42 видов исследованных лишайников 27 подавляли развитие или *St. aureus*, или *B. subtilis*. Среди них 13 видов лишайников (*Cladonia caespiticia*, *C. capitata*, *C. coniocraea*, *C. cristatella*, *C. glauca*, *C. Grayi*, *C. nemoxyna*, *C. squamosa*, *C. strepsilis*, *Parmelia physodes*, *Physcia* sp., *Ramalina* sp., *Stereocaulon paschale*) оказывали бактериостатическое влияние на *St. aureus* и *B. subtilis*; 8 видов лишайников (*Cladonia incrassata*, *C. atlantica*, *C. subtenuis*, *C. caroliniana*, *C. uncialis*, *Lepra* sp., *Parmelia conspersa* и *Peltigera* sp.) проявили антимикробное действие только против *B. subtilis*, не оказывая при этом никакого отрицательного влияния на *St. aureus*; 3 вида лишайников (*Cladonia furcata*, *C. papillaria*, *Umbilicaria papulosa*), в противоположность последней группе лишайников, оказали задерживающее влияние на развитие *St. aureus* и не проявили никакого антибактериального действия против *B. subtilis*. Остальные три вида лишайников (*Cladonia cryptochlorophaea*, *C. pyxidata* и *Dermatocarpon miniatum*) были испытаны только в отношении *St. aureus*. Все три вида задерживали развитие этого микроба. Бактериальная культура *E. coli* оказалась резистентной по отношению ко всем вытяжкам лишайников. Бактериостатическое влияние на культуру *Alcaligenes fecalis* оказали лишайники *Cladonia glauca* и *Parmelia conspersa*, а на культуру *Proteus vulgaris* лишайники *Parmelia physodes* и *Umbilicaria papulosa*. Не проявили антимикробных свойств лишайники *Baeomyces roseus*, *Cladonia apodocarpa*, *C. bacillaris*, *C. clavulifera*, *C. conista*, *C. pleurota*, *C. Robbinsii*, *C. subcariosa*, *C. submitis*, *C. vetricillata*, *Leptogium* sp., *Parmelia rudecta* и *Parmeliopsis aleurites*.

Исследования Беркхольдера, Эванса и других показывают, что лишайники содержат, по всей вероятности, ряд антимикробных веществ, обладающих специфическими избирательными свойствами в отношении различных микроорганизмов. Некоторые из лишайников, как это было отмечено выше, оказывают губительное воздействие только на *St. aureus*, другие — только на *B. subtilis*. Обнаружились также виды лишайников, оказавшие бактериостатическое влияние на грамотрицательные формы бактерий. Авторы рассматриваемой нами работы, помимо водных экстрактов-суспензий, изготовляли эфирные, спиртовые и хлороформовые вытяжки из разных лишайников. Испытание этих вытяжек показало, что некоторые лишайники, ранее не проявившие антибактериальных свойств в водных экстрактах, отчетливо проявили их или в эфирных, или в спиртовых, или хлороформовых вытяжках, и наоборот, как, например, лишайник *Cladonia glauca* проявил свою антимикробную активность лишь в водных фосфатно-буферных экстрактах. Таким образом, результаты последних экспериментов показывают еще раз, что исследователи имели дело не с одним каким-либо антибиотиком, а с группой их.

Беркхольдер, Эванс и другие в этой работе не исследовали, какие именно экстрагируемые вещества из лишайников проявляют столь яркие антибактериальные свойства. В своей последующей работе, опубликованной в 1945 г., Беркхольдер и Эванс сообщают о двух несомненно важных фактах, полученных ими при изучении антибиотических свойств новой группы лишайников. Первое наблюдение — что высохшие лишайники, сохранявшиеся в лаборатории в течение нескольких месяцев, мало или почти не теряли антимикробной активности, и второе — лишайники не теряли активности и при кипячении их в содовом растворе. Последнее дало основание Беркхольдеру и Эвансу сделать весьма правильный вывод о принципиальном отличии активных в антибиотическом отношении веществ лишайников от пенициллина. В этой же работе излагаются результаты, полученные при испытании на антибактериальные свойства 35 видов лишайников из рода *Cladonia*. Активными против *St. aureus* и *B. subtilis* оказались следующие виды лишайников: *Cladonia borbonica*, *C. caespiticia*, *C. capitata*, *C. cristatella*, *C. glauca*, *C. Grayi*, *C. merochlorophaea*, *C. squamosa*, *C. nemoxyna*, *C. papillaria*, *C. pyxidata*, *C. strepsilis*; активными против *B. subtilis*, но не задерживающими развитие *St. aureus*, оказались виды лишайников: *C. amaurocraea*, *C. aplestris*, *C. atlantica*, *C. bacillaris*, *C. Boryi*, *C. brevis*, *C. caroliniana*, *C. coniocraea*, *C. cyanipes*, *C. deformis*, *C. fimbriata*, *C. gracilis* var. *chordalis*, *C. incrassata*, *C. macilenta*, *C. mitis*, *C. pityrea*, *C. pleurota*, *C. Robbinsii*, *C. submitis*, *C. subtenuis*, *C. sylvatica*, *C. uncialis*, и, наконец, два вида (*C. cryptochlorophaea* и *C. gonecha*) оказались активными против *St. aureus*, но не проявляющими антибактериального действия в отношении *B. subtilis*. Все перечисленные виды *Cladonia*, обладающие антимикробными свойствами, содержали различные специфические лишайниковые кислоты. Так, например, усниновая кислота была обнаружена в 17 видах лишайников, фумаропротоцетраровая кислота — в 14, скваматовая кислота — в 7, барбатовая — в 6, дидимовая — в 4 видах и ряд других кислот.

Испытание отдельных лишайниковых кислот на антибиотические свойства показало, что усниновая кислота весьма активна против *B. subtilis* и не активна в отношении *St. aureus* и *E. coli*, фумаропротоцетраровая кислота и атранорин вообще не проявили антибактериальных свойств и т. д. Следует отметить, что многие виды лишайников из рода *Cladonia*, не содержащие усниновой кислоты, однако, были способны задерживать развитие *B. subtilis*. Другие специфические лишайниковые химические

соединения и в том числе многие кислоты Беркхольдером и Эвансом не были изучены в антибиотическом отношении. У некоторых лишайников был исследован их антибактериальный спектр (см. табл. 1).

Как видно из таблицы, пять видов из грамотрицательных форм бактерий оказались резистентными ко всем одиннадцати испытанным лишайникам.

В качестве дополнительных тест микробов был использован анаэроб *Clostridium Welchi*, который был задержан в развитии экстрактами из лишайников *Cladonia mitis* и *C. pleurota*. Кроме того, было произведено испытание нового ряда лишайников. Так, виды лишайников: *Cladonia delicata*, *C. glauca*, *Parmelia conpersa*, *P. rudecta*, *Thamnolia vermicularis* и *Xanthoria parietina* проявили бактериостатическую активность по отношению к грамотрицательной бактериальной культуре *Alcaligenes fecalis*. В отношении других грамотрицательных форм микробов и, в частности, кишечной палочки *E. coli* оказались активными только два лишайника: *Cladonia borbonica* и *Parmelia rudecta*, а на бактериальную культуру *Proteus vulgaris* в слабой степени антагонистическое действие оказали лишайники *Parmelia physodes* и *Umbilicaria papulosa*.

В заключение следует отметить ряд других видов лишайников, проявивших в той или иной степени антимикробную активность, главным образом против *St. aureus* или *B. subtilis*. Это были следующие виды: *Alectoria chalybeiformis*, *Baeomyces aeruginosa*, *Cetraria juniperina*, *C. Oakesiana*, *Dactylina arctica*, *Dermatocarpon miniatum*, *Evernia vulpina*,[1] *Lepra* sp., *Nephromopsis ciliaris*, *Parmelia conspersa*, *P. rudecta*, *Physcia* sp., *Ramalina* sp., *Rhizocarpon* sp., *Sphaerophorus globosus*, *Thamnolia vermicularis*, *Umbilicaria papulosa* и различные виды *Usnea*. Неактивными против указанных двух видов микробов оказались лишайники *Baeomyces placophyllus*, *B. roseus*, *Cetraria islandica*, *Cladonia apodocarpa*, *C. chlorophaea*, *C. clavulifera*, *C. conista*, *C. delicata*, *C. furcata*, *C. gracilis* var. *dilatata*, *C. gracilis* var. *elongata*, *C. mateocyatha*, *C. ochrochlora*, *C. rangiferina*, *C. santensis*, *C. scabriuscula*, *C. squamosa* var. *denticollis*, *C. subcariosa*, *C. turgida*, *C. verticillata*, *Lobaria pulmonaria*, *Parmelia Cladonia*, *Peltigera variolosa*, *Umbilicaria Dillenii* и *Xanthoria parietina*. Многие не определенные образцы, принадлежащие к родам *Cetraria* и *Parmelia*, были также неактивными в антибиотическом отношении. Возможно, что из числа неактивных лишайников при испытании их против других микроорганизмов проявились бы антимикробные свойства, как это было, например, с лишайником *Cladonia rangiferina*, оказавшимся неактивным против *St. aureus* и *B. subtilis* и активным в отношении *Sarcina lutea*.

Наблюдения Беркхольдера, Эванса и других указывают на наличие значительного количества антибиотических веществ в лишайниках рода *Cladonia*. Испытав около 100 видов лишайников, они обнаружили у 52 бактериостатическое воздействие на микробов *St. aureus* и *E. coli*. Грамотрицательные формы бактерий, в целом, оказались мало чувствительными к антибиотическим веществам лишайников, и, в частности, усниновая кислота, полученная из *Cladonia mitis* и *Usnea florida*, также не оказывала на них бактериостатического воздействия. По данным Беркхольдера и Эванса, усниновая кислота, проявившая антибактериальные свойства против *B. subtilis*, не оказала никакого заметного влияния на *St. aureus*, что противоречит всем дальнейшим исследованиям других

---

[1] Лишайник *Evernia vulpina* до его испытания на антибактериальные свойства хранился в засушенном виде многие годы.

Таблица 1

Сравнительная антибиотическая активность экстрактов 11 видов лишайников, испытанных против различных видов бактерий

Виды бактерий	Виды лишайников										
	Usnea florida	*Stereocaulon paschale*	*Parmelia physodes*	*Parmelia caperata*	*Cladonia uncialis*	*Cladonia sylvatica*	*Cladonia pleurota*	*Cladonia mitis*	*Cladonia cristatella*	*Cetraria nivalis*	*Cetraria cucullata*
Staphylococcus aureus	0	17	10	13	0	0	0	0	0	0	0
S. albus (hemolyticus)	0	0	11	0	12	10	13	12	9	0	12
Diplococcus pneumoniae	0	0	0	11	12	12	15	14	9	0	12
Streptococcus hemolyticus	0	0	0	12	10	0	10	10	0	0	10
S. viridans	0	0	0	15	9	0	12	11	0	0	11
Bacillus subtilis	17	20	10	24	26	26	29	24	21	15	22
B. mycoides	16	22	0	17	19	19	20	20	16	17	21
Sarcina lutea	30	13	12	25	25	34	32	28	38	40	36
Serratia marcescens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Proteus vulgaris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alcaligenes fecalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aerobacter aerogenes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Escherichia coli	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание: Диаметр зон задержки роста бактерий дается в мм.

авторов, утверждающих на основе экспериментальных наблюдений активность усниновой кислоты против *St. aureus*.

В 1947 г. в журнале «Experientia» появилась работа Штолля, Ренца и Брака, сообщившая о результатах изучения антибактериальной активности 58 видов лишайников Швейцарии. Из них 38 оказались видами, обладающими выраженной активностью in vitro против *St. aureus*. Антимикробную активность лишайников Штолль и другие определяли по выработанному ими специальному методу. 100 мг размельченного лишайника они суспендировали в 0.8 мл 5%-го раствора глюкозы и 0.2 мл 0.1 N раствора NaOH. Смесь нагревали до кипения. Из полученной затем кашицы брали 0.2 мл для испытания по «цилиндро-чашечному» методу против золотистого стафилококка или другой тест-бактериальной культуры.

Наиболее сильно проявили антибиотические свойства следующие виды лишайников: *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria nivalis*, *C. pinastri*, *Cladonia amaurocraea*, *C. deformis*, *C. mitis*, *Letharia vulpina*, *Ramalina capitata*, *R. fraxinea*, *Thamnolia vermicularis* и *Usnea hirta*. Менее активными оказались: *Alectoria jubata*, *Cetraria cucullata*, *C. glauca*, *C. islandica*, *C. islandica* var. *crispa-tenuifolia*, *Cladonia coniocraea*, *C. cornuta*, *C. decorticata*, *C. digitata*, *C. furcata* var. *pinnata*, *C. rangiferina*, *Evernia divaricata*, *E. prunastri*, *Lobaria pulmonaria*, *Nephroma arcticum*, *Parmelia caperata*, *P. conspersa*, *P. dubia*, *P. furfuracea*, *P. physodes*, *P. prolixa*, *P. saxatilis*, *P. scortea*, *P. sulcata*, *Parmeliopsis diffusa*, *Physcia* sp., *Usnea dasypoga* и *U. florida*. Неактивными в антимикробном отношении оказались следующие виды лишайников: *Anaptychia ciliaris*, *Caloplaca elegans*, *C. murorum*, *Cladonia degenerans*, *C. digitata*, *C. elongata*, *C. furcata* var.

racemosa, *C. pyxidata*, *C. sylvatica*, *Dermatocarpon aquaticum*, *Parmelia olivacea*, *Peltigera canina*, *P. malacea*, *Physcia stellaris*, *Solorina crocea*, *Umbilicaria crustulosa*, *U. deusta*, *U. proboscidea* и *Xanthoria parietina*.

Из большинства активных видов лишайников была выделена усниновая кислота (из пятнадцати видов лишайников), вульпиновая (из двух), физодовая (из двух) и протолихестриновая (из одного), которые, по мнению Штолля и других, являются веществами, обусловливающими антибиотическую активность лишайников. В последующей своей работе Штолль, Ренц и Брак (Stoll, Renz und Brack, 1947) подвергли детальному изучению усниновую кислоту. При переработке большого количества исландского лишайника (*Cetraria islandica*) им удалось наряду с d-протолихестериновой кислотой изолировать небольшое количество усниновой кислоты в рацемической форме. Процентное содержание усниновой кислоты в различных видах лишайников, по их данным, колеблется от 0.04 до 8.0 (см. табл. 2).

Таблица 2

Содержание усниновой кислоты в различных видах лишайников

Виды лишайников	Процент содержания усниновой кислоты на сухой вес лишайника
Evernia divaricata Ach.	0.5 (d-усниновая кислота)
Cladonia rangiferina Wehl.	0.55 » »
Cladonia mitis Sandst.	0.6 » »
Ramalina capitata Nyl.	0.6 » »
Usnea dasypoga Röhl	1.15 » »
Usnea hirta Wigg.	1.5 » »
Usnea florida Wigg.	1.8 » »
Cladonia amaurocraea Schaer.	0.22 (l-усниновая кислота)
Cetraria pinastri Röhl	0.55 » »
Cetraria cucullata Ach.	0.7 » »
Cladonia deformis Hoffm.	1.00 » »
Cetraria nivalis Ach.	2.75 » »
Alectoria ochroleuca Ach.	4.0 » »
Alectoria ochroleuca Ach. (на Urgestein)	8.0 » »
Cetraria islandica Ach.	0.04 (d,l-усниновая кислота)

В противоположность американским исследователям Беркхольдеру и Эвансу, указавшим лишь на возможную связь антибиотической активности лишайников с содержащимися в них кислотами, швейцарские ученые Штолль, Ренц и Брак экспериментальным путем доказали это предположение. Антибактериальное действие усниновой кислоты было установлено на агаровых пластинках по «цилиндро-чашечному» методу или путем метода разведения.

Антибиотическая активность l-усниновой кислоты изучалась в отношении различных микробов. В условиях мясо-пептонного бульона кислота задерживала развитие *St. aureus* (штамм 114) и *Str. pyogenes* в разведениях 1 : 100 000. Кислотоустойчивые формы микробов и, в частности, туберкулезные бактерии (человека и рогатого скота) в условиях синтетических питательных сред не развивались при разведении усниновой кислоты от 1 : 64 000 до 1 : 800 000. Так, например, бактериальная культура *Mycobacterium tuberculosis hominis* штамм «Betge» (Берлин), прекращала свое развитие при концентрации усниновой кислоты в пределах от 1 : 320 000 до 1 : 640 000; *M. tuberculosis hominis*, штамм «Bern 13» —

1 : 64 000; *M. tuberculosis hominis*, штамм «Davos S 9/35» — 1 : 800 000; *M. tuberculosis bovis*, штамм «B. van Deinse» (Париж) — 1 : 500 000. Грамотрицательные формы бактерий — *Escherichia coli*, штамм 511; *Eberthella typhosa*, штамм 113; *Bact. dysenteriae* E, штамм 115 — при сравнительно большой концентрации l-усниновой кислоты, доходящей до 1 : 200, показали значительный рост. Также при этом же разведении усниновой кислоты хорошо развивалась кистевидная плесень — *Penicillium notatum*, штамм 852. Правовращающая и рацемическая формы усниновой кислоты, подобно левовращающей, обладали в такой же степени антимикробной активностью.

Штолль, Ренц и Брак кроме того установили, что и другие специфические лишайниковые кислоты, как вульпиновая, протолихестериновая, лихестериновая, дигидролихестериновая, физодовая и другие, также проявляют антибактериальные свойства, в той или иной степени способны задерживать развитие кислотоустойчивых форм микробов и, в частности, различных видов бактерий туберкулеза.

До работ Штолля, Ренца и Брака известны более ранние попытки использовать лишайниковые кислоты против туберкулезной инфекции. Стимулом для них отчасти послужили исследования в 1932 г. Адамса и других, посвященные изучению действия жирных кислот с разветвленными цепями на рост кислотоустойчивых микробов (Adams et others, 1932). Из большого количества кислот, синтезированных Адамсом и другими исследователями, двузамещенные уксусные кислоты, содержащие 16—18 атомов углерода, оказались весьма активными против палочек проказы in vitro.

Наиболее активная кислота также задерживала развитие туберкулезных бактерий при разведении 1 : 50 000.

В этой связи в 1937 г. была изучена рокчелловая кислота, выделенная из лишайника *Lecanora sordida*, имеющая в своей структуре разветвленные цепи. Нолан (Nolan, 1934, 1935) высказал предположение, что эта кислота должна отрицательно влиять на *Mycobacterium tuberculosis*.

Как известно, рокчелловая кислота представляет собою двузамещенную янтарную кислоту (α-метил-α′-n-додецилянтарную кислоту), структурная формула которой представляется в следующем виде (X):

$$\begin{array}{c} CH_3 \cdot CH \cdot COOH \\ | \\ C_{12}H_{25} \cdot CH \cdot COOH \\ (X) \end{array}$$

При исследовании антимикробных свойств этой кислоты было обнаружено, что она в разведении 1 : 2000 подавляет рост *Mycobacterium tuberculosis* (*bovis*) и *M. phlei*. Однако вместе с этим рокчелловая кислота проявляет резкие гемолитические свойства при разведениях 1 : 1000.

Другие диалкилированные янтарные кислоты, полученные Адамсом, как, например, α-метил-α′-n-гексадецилянтарная и αα′-ди-n-гептилянтарная кислоты, дали подобные результаты при испытании их на антибактериальные свойства.

Опубликованная в 1940 г. работа Робинзона и Бирха (Robinson and Birch) с трехзамещенными уксусными кислотами вновь вызвала интерес к жирным кислотам с разветвленными цепями как к соединениям с возможным антитуберкулезным действием. В настоящее время эти исследования продолжают осуществлять Барри и МакНолли.

Барри показал, что при нейтрализации раствора ангидрида выше указанных кислот в метиловом или этиловом спирте разведенной щелочью

поглощается только один эквивалент таковой и нейтральный раствор содержит смесь изомерных моноэтиловых или монометиловых эфиров (XI):

$$\begin{array}{l} R_1 \cdot CH \cdot COOH \\ \quad\;\; | \\ R_2 \cdot CH \cdot COOC_2H_5 \end{array}; \quad \begin{array}{l} R_1 \cdot CH \cdot COOC_2H_5 \\ \quad\;\; | \\ R_2 \cdot CH \cdot COOH \end{array}; \quad \begin{array}{l} R \cdot CH \cdot COOH \\ \quad\;\; | \\ R_1 \cdot CH \cdot COOCH_3 \end{array}; \quad \begin{array}{l} R \cdot CH \cdot COOCH_3 \\ \quad\;\; | \\ R_1 \cdot CH \cdot COOH \end{array}$$

(XI)

Растворы, изготовленные таким образом, показали весьма значительные антимикробные свойства: они задерживали развитие *Mycobacterium phlei*, *M. smegmatis* и *M. Rabinowitz* при разведении 1 : 20 000—1 : 40 000 и *M. tuberculosis* (*bovis*) при разведении 1 : 200 000—1 : 400 000 в течение 6 недель. Наибольший биологический результат отмечался, когда R_1+R_2 кислых эфиров диалкилянтарных кислот содержали 13 или 14 атомов углерода.

Кислые эфиры α-метил-α′-n-додецилянтарной (рокчелловой) кислоты были приготовлены с различными спиртами (XII):

$$\begin{array}{l} CH_3 \cdot CH \cdot COOR \\ \quad\;\; | \\ C_{12}H_{25} \cdot CH \cdot COOH \end{array} \quad \text{и} \quad \begin{array}{l} C_{12}H_{25} \cdot CH \cdot COOR \\ \quad\;\; | \\ CH_3 \cdot CH \cdot COOH \end{array}$$

(XII)

Использование других спиртов для получения кислых эфиров показало, что эти новые соединения, несмотря на изменение их молекулы, при испытании их на бактериостатические свойства против *M. tuberculosis* не проявили более высокой активности.

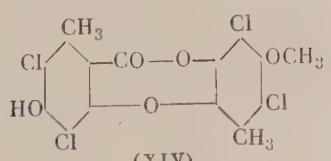
То же самое относится к различным моно-амино производным α-метил-α′-n-додецилянтарной кислоты (XIII):

$$\begin{array}{l} CH_3 \cdot CH \cdot CONHR \\ \quad\;\; | \\ C_{12}H_{25} \cdot CH \cdot COOH \end{array} \quad \text{и} \quad \begin{array}{l} CH_3 \cdot CH \cdot COOH \\ \quad\;\; | \\ C_{12}H_{25} \cdot CH \cdot CONHR \end{array}$$

(XIII)

Все эти активные соединения обладали сильно гемолитическими свойствами, которые, так же как антимикробная активность, резко снижались в присутствии сыворотки крови. Исследованные соединения проявляли антибактериальное действие не только в отношении различных штаммов туберкулезных бактерий, но и против *St. aureus* при разведении 1 : 20 000 и *C. diphtheriae* (*mitis*) при разведении 1 : 40 000. Однако они не оказали влияния на развитие *E. coli* и *Aerobacter aerogenes* при разведении 1 : 1000.

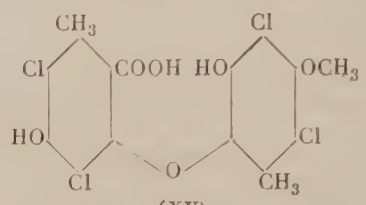
Начиная с 1935 г., Нолан (Nolan) и другие из лишайника *Buellia canescens* выделили диплоицин. Химическую структурную формулу диплоицина (хлорсодержащую лишайниковую кислоту) они представили в виде:



(XIV)

Для получения растворимой молекулы Барри (Barry, 1945, 1946) рекомендует произвести разрыв депсидного кольца с целью введения в молекулу фенольного гидроксила и карбоксильной группы. Это изменение достигается действием спиртового раствора щелочи, в результате чего

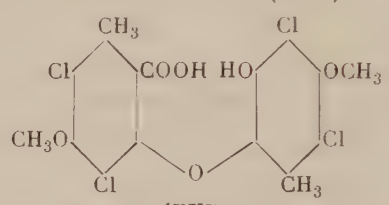
образуется эфир. В дальнейшем с водными щелочами легко получается натриевая соль этой кислоты. Нейтральный раствор данного соединения (XV) полностью задерживает (in vitro) рост *Mycobacterium smegmatis* в разведении 1 : 70 000 и *M. tuberculosis* в разведении 1 : 100 000 в течение 42 суток.



(XV)

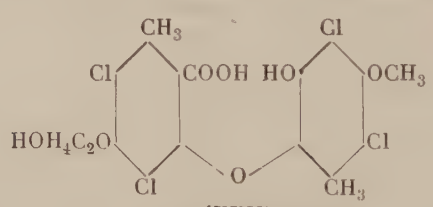
Необходимо отметить, что карбоксильная группа в этом соединении очень неустойчива и в присутствии щелочей легко теряет двуокись углерода, образуя соединение, гораздо менее растворимое в воде.

Для того чтобы стабилизировать карбоксильную группу, можно метилировать гидроксил в параположении, но антимикробная активность такой молекулы значительно снижается (XVI).



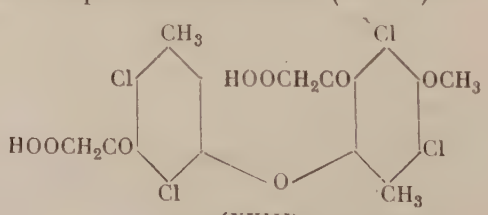
(XVI)
(Соединение мало активное)

Далее, замещением водорода в гидроксильной группе остатком $—C_2H_4OH$ Барри пытался восстановить растворимость и в то же время сохранить устойчивость карбоксильной группы, но полученное при этом соединение обладало незначительной антитуберкулезной активностью (XVII).



(XVII)
(Соединение неактивное)

Соединение, в котором водороды гидроксилов замещены на $—CH_2COOH$, также совершенно неактивно (XVIII).

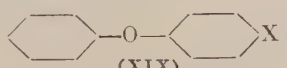


(XVIII)
(Соединение неактивное)

Исходя из полученных результатов, Барри в заключении высказывает предположение, что для сохранения антибактериальной активности соединения необходимо наличие свободного гидроксила в каждом кольце.

Подавление роста туберкулезных бактерий (in vitro) растворимыми производными диплоицина послужило основанием Барри высказать предположение о том, что простые производные дифенилового эфира, возможно, также обладают противотуберкулезно-статическими свойствами. Барри и другие (Barry and Twomey, 1950) получили ряд производных дифениловых эфиров и близкие к ним соединения, в которых кислородная связь замещена $—O(CH_2)_n$, $>CO$ и т. д.

Некоторые из полученных, сравнительно несложных соединений оказались более активными, чем производные диплоицина. Подобную активность против микобактерий проявили также и производные дифениленоксида. Химическую структуру первой группы соединений можно изобразить в следующем виде (XIX):



(XIX)

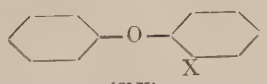
Первый тип соединений

где X представляет растворяющую группу, как, например, —OH, —COOH, $—SO_2OH$, $—C\begin{matrix}NH\\NH_2\end{matrix}$, $—NH_2$

Все соединения первого типа обладают способностью подавлять рост микобактерий в питательном бульоне, но более активными оказались парагидроксидифениловый эфир и парааминодифениловый эфир в виде гидрохлорида, полностью задержавшие развитие *Mycobacterium smegmatis* в разведении 1 : 100 000 и *M. tuberculosis* 1 : 35 000 в течение 6 недель.

В случае, если $X = —SO_2OH$ или —COOH, получаются производные, которые не оказывают задерживающего влияния на развитие туберкулезных бактерий даже при разведениях 1 : 1000.

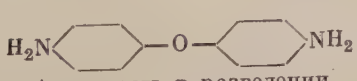
Если перечисленные выше группы X займут орто-положение к эфирной связи (XX), то антимикробная активность их также значительно снижается. Так, например, 2-аминодифениловый эфир (гидрохлорид) полностью останавливает рост микробов туберкулеза в разведении не выше 1 : 10 000.



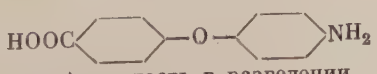
(XX)

Второй тип соединений

Замещение двух полярных групп в пара-положении у дифенилового эфира приводит к образованию молекул с пониженной антибактериальной активностью (XXI).



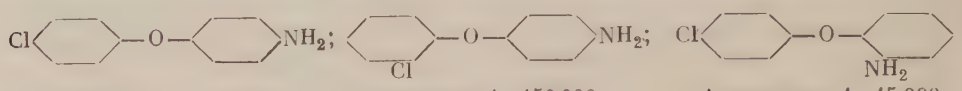
Активность в разведении 1 : 4000



Активность в разведении 1 : 6000

(XXI)

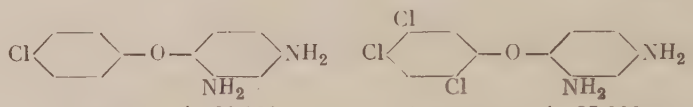
С другой стороны, введение атома галоида во второе бензольное ядро в первом или втором типе образует соединения с повышенной активностью у первого, но не у второго, как это видно ниже (XXII):



Активность 1 : 110 000 Активность 1 : 150 000 Активность 1 : 15 000

(XXII)

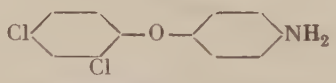
Однако замещение галоидами не ведет к получению активных молекул, если две аминогруппы имеются в одном бензольном ядре, например (XXIII):



Активность 1 : 20 000 Активность 1 : 25 000

(XXIII)

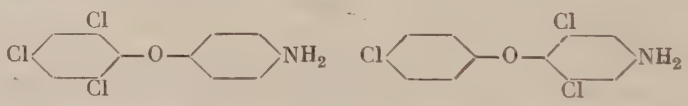
Введение двух галоидных атомов в незамещенное кольцо соединения первого типа приводит в образованию очень активного вещества (XXIV):



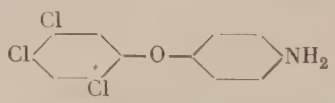
Активность 1 : 600 000

(XXIV)

Введение трех галоидных атомов в первое бензольное кольцо или распределение их между обоими кольцами первого типа соединения приводит в одном случае [по сравнению с соединением с двумя галоидными атомами (XXIV)] к снижению, а в другом — к усилению антимикробных свойств молекулы (XXV):



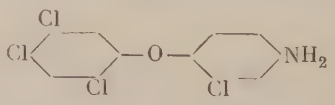
Активность 1 : 250 000 Активность 1 : 225 000



Активность 1 : 1 000 000

(XXV)

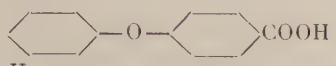
Соединение с четырьмя галоидами, размещенными в обоих бензольных ядрах, показало также высокую активность (XXVI):



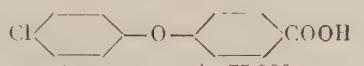
Активность 1 : 1 000 000

(XXVI)

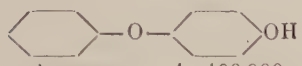
Повышение биологической активности вследствие введения галоидных атомов не ограничивается аминодифениловыми эфирами, но встречается также у других производных (XXVII):



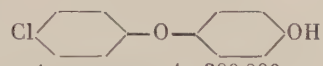
Неактивно при разведении 1 : 1000



Активность 1 : 75 000



Активность 1 : 100 000



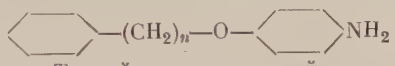
Активность 1 : 300 000

(XXVII)

Замена амино-группы амидино-группой в первом типе соединения ослабляет антибактериальную активность.

Так же было испытано большое количество гидрооксидифеноловых эфиров на антимикробные свойства. Ни одно из этих соединений не содержало ароматических амино-групп. В данных производных кислородная связь замещалась S, Se, NH или CH_2, причем эти соединения сохраняли тот же характер биологической активности.

Интересно отметить, что соединения третьего типа (XXVIII) обнаруживают значительную антибактериальную активность.

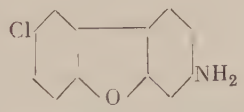


Третий тип соединений

(XXVIII)

Соединение производное от фенилэтилового алкоголя (n=2) задерживает развитие микробов в разведении 1 : 150 000. Введение галоидных атомов в бензольное ядро этой серии соединений не было произведено.

Обладание антитуберкулезными свойствами распространяется и на простые производные дифениленоксида — четвертый тип соединения (XXIX).



Активность 1:400 000

Четвертый тип соединений

(XXIX)

Если рассмотреть формулу усниновой кислоты, приведенную предположительно Курдом и Робертсоном (Curd and Robertson, 1937), можно видеть, что усниновая кислота, являющаяся антибиотиком, имеет структуру производного дифениленоксида, с активностью 1 : 500 000 (см. стр. 334, формулу VII).

Далее Барри сообщает, что их эксперименты с 2-аминодифениленоксидом в форме его гидрохлорида показали задержку развития микробов туберкулеза в разведении 1 : 100 000, в то время как его монохлорпроизводное или бромопроизводное оказали полную задержку роста бактерий при разведении 1 : 400 000 и частичную — 1 : 1 000 000. Все вышесказанное дает нам представление об антитуберкулезной активности (in vitro) некоторых относительно несложных химических соединений, по-

структуре близко стоящих к усниновой кислоте. Однако нельзя прийти к окончательному выводу о применении этих соединений в качестве химиотерапевтических средств до изготовления и испытания большего числа подобных ингредиентов.

В 1949 г. Шибата, Укита, Тамура и Миура (Shibata, Ukita, Tamura und Miura) сообщили о полученных ими экспериментальных данных при исследовании антибактериальных свойств усниновой кислоты в зависимости от строения ее изомеров и производных.

Левовращающий изомер усниновой кислоты ($[\alpha]_D^{20} = -479.7°$) задерживал развитие *Mycobacterium tuberculosis* in vitro в разведении 1 : 160 000. В таком же разведении губительно действуют на туберкулезную палочку правовращающий изомер ($[\alpha]_D^{20} = +468.8°$) и рацемат усниновой кислоты. Из других производных усниновой кислоты l-диацетилусниновая кислота ($[\alpha]_D^{20} = -180.5°$) была способна прекращать рост *M. tuberculosis* в разведении 1 : 80 000: d-диацетилусниновая кислота — 1 : 40 000; l-дигидроусниновая кислота ($[\alpha]_D^{20} = -81.1°$) — 1 : 40 000; d-диацитилдигидроусниновая кислота ($[\alpha]_D^{20} = +7.4°$) — 1 : 10 000; декарбоксиусниновая кислота 1 : 10 000; d-l-усниновая кислота 1 : 10 000; d-карбоксиуснола — 1 : 10 000.

Приведенные выше синтезированные производные усниновой кислоты, по мнению авторов работы, дают основание предполагать в этой кислоте два гидроксила в положениях 2 и 4 и еще двойную связь в положении 8.

Наиболее значительное исследование в области изучения антибиотиков лишайников было осуществлено Маршаком (Marshak, 1947). В начале своей статьи Маршак сообщает о двух своих интересных наблюдениях над антибактериальной активностью лишайников. В первом случае питательная агаровая пластинка в открытой чашке Петри с небольшим кусочком свежего лишайника, помещенная в термостат при температуре 25°, оставалась в течение длительного срока почти стерильной, несмотря на полную возможность заражения ее микробами из воздуха; на поверхности этих агаровых пластинок лишь иногда развивались отдельные колонии микроскопических грибов. В другом случае кусочки лишайников помещались на агаровую питательную пластинку, предварительно проросшую микроорганизмом *Sarcina lutea*. Вскоре вокруг пучков лишайников образовалась просветленная зона, указывающая на происходящий лизис сарцин.

Маршак из лишайника *Ramalina reticulata* выделил кристаллическое вещество с температурой плавления в 191—192°, химическая природа которого вначале для него оставалась неясной. Им было выяснено лишь, что это вещество представляет собою кислоту, не содержащую метоксильных групп, и при действии диазометаном образуется метиловый эфир этой кислоты. Она легко растворима в горячем ацетоне, горячем этиловом спирте и эфире, пропиленовом гликоголе, умеренно — в холодном ацетоне, плохо — в холодном спирте и абсолютно не растворялась в воде и соляной кислоте. При более углубленном изучении этого вещества было установлено, что оно полностью идентично хорошо известной усниновой кислоте, широко распространенной во многих видах лишайников. Так, например, эмпирическая формула усниновой кислоты ($C_{18}H_{16}O_7$), температура плавления, ультрафиолетовые спектры поглощения полностью совпадают с кристаллическим веществом, выделенным Маршаком из

лишайника *Ramalina reticulata*. Оба соединения имеют сходную структуру своих кристаллов. Таким образом Маршак выделил кристаллическую форму усниновой кислоты, которую он в дальнейших своих опытах, проведенных в пробирке и на животных, использовал как вещество, обладающее высокой антибактериальной активностью. Нами выше было отмечено, что почти одновременно с Маршаком и другая группа исследователей (Штолль, Ренц и Брак) также обнаружила антибиотические свойства усниновой кислоты. Однако изучение антимикробных свойств этого своеобразного высокомолекулярного соединения, каким является усниновая кислота, было осуществлено Маршаком весьма обстоятельно, поэтому мы считаем целесообразным несколько подробнее остановиться на результатах и примененных им методах в экспериментальных исследованиях антибиотической активности усниновой кислоты.

Усниновую кислоту Маршак вначале получал из лишайника *R. reticulata* путем кипячения его в ацетоне (2 части) и этиловом спирте (1 часть). Затем из экстракта удалялись указанные растворители, а осадок несколько раз подвергался перекристаллизации до образования чистых кристалликов размером, примерно, до 1 дюйма. В последующих опытах он отказался от горячего способа экстракции. Холодное экстрагирование ацетоном или смесью ацетона и спирта дало вполне удовлетворительный результат. Выход усниновой кислоты при применении этого метода экстракции достигал 8 г усниновой кислоты из 45 кг лишайника.

Антибактериальные свойства усниновой кислоты были изучены по отношению к ряду почвенных микобактерий в условиях питательной среды, состоящей из дрожжевого экстракта (Difco), глюкозы и 0.1% туина 80.[1] Минимальная концентрация кристаллической усниновой кислоты, при которой наблюдалась частичная задержка роста почвенных микобактерий, была от 0.5 до 5.0 γ в 1 мл. Другие микроорганизмы и, главным образом, грамотрицательные формы бактерий оказались резистентными в отношении усниновой кислоты. В табл. 3 показана степень антибактериостатического действия усниновой кислоты на различных микробов.

Из данных, приведенных в табл. 3, явствует, что *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Salmonella*, *Schigella*, а также и другие грамотрицательные формы бактерий не оказались чувствительными к усниновой кислоте, даже при концентрации ее в среде 50 γ/мл. Высокую чувствительность к усниновой кислоте проявили два штамма гемолитического стрептококка и один штамм пневмококка, полностью прекратившие свое развитие при концентрации кристаллов кислоты в количестве 50 γ на 1 мл питательной среды. При этом усниновая кислота оказала на пневмококков не только бактериостатическое, но и бактерицидное действие.

Минимальная концентрация усниновой кислоты в среде, при которой она оказывает бактерицидное воздействие на пневмококков, не ниже 20 γ на 1 мл. Еще более стерилизующее действие оказала усниновая кислота на штаммы стрептококков (*Streptococcus* T 32 и T 36 Lancefeld) при концентрации ее в среде 10 γ/мл. Далее, Маршак исследовал влияние усниновой кислоты на туберкулезные бактерии. Испытание производилось

---

[1] Как известно, туин (Tween) 80, или полиоксиэтиленовый эфир монолеата сорбината, будучи поверхностно-активным веществом, обладает хорошей способностью проникать сквозь липоидную или липоидно-белковую оболочку, характерную для кислоустойчивых форм микобактерий и, в частности, для туберкулезных бактерий. Опыты с включением некоторых туберкулезностатических веществ с туином 80 показали 1000-кратное усиление их антибиотических свойств в отношении туберкулезной инфекции.

в условиях жидкой питательной среды Dubos'a, содержащей 0.3% бычьей кровяной сыворотки и 0.05% туина 80. В табл. 4 приводятся данные, касающиеся действия усниновой кислоты на различные штаммы туберкулезных палочек.

Штамм бактериальной культуры ($H_{37}RV$,) выделенный от туберкулезных больных, полностью прекратил рост при разведениях усниновой кислоты 1 : 50 000. Более высокие разведения кислоты, доходящие до 1 : 2 000 000, также оказывали чуть заметную задержку в развитии этой культуры. Несколько менее чувствительным, как это видно из табл. 4, явился штамм Waller'a, который полностью прекратил свое развитие при концентрации усниновой кислоты не ниже 1 : 20 000. Штамм бактерий бычьего туберкулеза, Ravenel, так же как и штамм Waller, только при этом разведении не показал роста. Микробы птичьего туберкулеза (TA_2S и Kirchberg) оказались более резистентными к кислоте, показав лишь частичную задержку роста при разведении усниновой кислоты 1 : 20 000. Маршак исследовал жизнеспособность культур бактерий, прекративших свое развитие под воздействием усниновой кислоты, прививая их морским свинкам. Из шести подопытных свинок только одна заразилась туберкулезом, все остальные в течение семи недель не проявляли никаких признаков болезни. Добавление к питательной среде Dubos'a 0.1% сыворотки человеческой или бычьей крови не ослабило пагубного влияния усниновой кислоты на бактерии туберкулеза человека и животных. Исследовав действие усниновой кислоты на микроорганизмы in vitro, Маршак в дальнейшем подверг изучению ее токсическое влияние на организм здорового животного, после чего он исследовал лечебное действие усниновой кислоты на животных, экспериментально зараженных туберкулезом. Так как кристаллы усниновой кислоты не растворяются в воде, Маршак, для возможности введения их в организм животного, предварительно растворял их в кунжутном масле. Однократное введение 2.0 мг усниновой кислоты в кунжутном масле под кожу мышам весом в 25 г явилось смертельным для них. При снижении дозы до 1.5 мг у животных не возникало симптомов отравления. Трехкратное последовательное введение животному усниновой кислоты по 1.25 мг в 0.25 мл кунжутного масла с 22-часовым интервалом после первой инъекции и 6-часовым перерывом после второй инъекции не вызвало у него токсических явлений. На следующие сутки после последней инъекции опытное животное было вскрыто. Каких-либо местных поражений ткани не было обнаружено, однако масляный препарат (смесь усниновой кислоты с кунжутным маслом) находился почти целиком в месте его введения. То же самое наблюдалось у животного, вскрытого через неделю после последней инъекции препарата. Повторное введение под кожу морской свинке весом в 300—350 г 30 мг усниновой кислоты в кунжутном масле с интервалом в 24 часа вызвало ее гибель спустя 5 часов после второй инъекции. Животное, получавшее по 20 мг этого препарата с суточными интервалами в течение 3 дней, не погибло. У морской свинки, вскрытой через неделю после 2-кратной инъекции ей по 15 мг усниновой кислоты в масле, так же как и у мышей, были найдены маслянистые отложения этого препарата в месте его введения. Путем добавления туина 80 к кунжутному маслу в соответствующих пропорциях удалось получить смесь, которая из места ее введения быстро распределялась по всему организму животного. Смесь, состоящая из 0.5—1.0 мг кристаллов усниновой кислоты и 0.1—0.2 мл кунжутного масла с 10%-м туином 80, при введении мышам хорошо рассасывалась по организму из места ее введения. Опытным путем было обнаружено, что смешение 0.1 мл 20%-го раствора туина 80 в солевом

Таблица 3

Рост микробов в присутствии различных концентраций усниновой кислоты

Виды микробов	Рост микробов через 18 часов (в питательной среде)		
	50 γ/мл	5 γ/мл	0.5 γ/мл
Klebsiella pneumoniae	4	4	4
Bacterium coli	4	4	4
B. proteus	4	4	4
Pseudomonas pyocyanea	4	4	4
Salmonella typhi-murium	4	4	4
Schigella Z Weill (Goebbel)	3	4	4
Sch. sonnei (Goebbel)	4	4	4
Staphylococcus aureus 42 B (Dubos)	2	3	3
Pneumococcus type I S VI (Dubos)	0	3	4
Streptococcus hemolyticus T 32 (Lancefeld)	0	1	3
S. hemolyticus H 69 D (Lancefeld)	0	4	4

Примечание. Концентрация усниновой кислоты дана в гаммах на 1 мл питательной среды. Степень роста микробов определена цифрами от 1 до 4; полное прекращение роста отмечено нулем.

Таблица 4

Рост различных штаммов туберкулезных бактерий в присутствии усниновой кислоты

Штаммы бактериальных культур	Дни после посева	Концентрация усниновой кислоты в жидкой питательной среде					Контроль (среда без усниновой кислоты)
		50 γ/мл	20 γ/мл	10 γ/мл	5 γ/мл	0.5 γ/мл	
H_{37} RV	9	0	0	1	1	2	2
	14	0	0	2	3	4	5
	22	0	0	4	5	5	5
	9	0	0	1	1	2	0
Waller	14	0	2	3	3	5	2
	22	0	3	4	4	5	5
	9	0	2	2	2	3	3
TA_2S	14	3	4	4	4	5	5
	22	4	4	4	4	5	5
	9	1	3	3	3	4	4
Kirchberg	14	4	4	4	4	5	5
	22	4	4	4	4	5	5
	9	0	0	0	0		
Ravenel	14	0	0	1	±		
	22	0	1	3	3		

Примечание. Плотность роста бактериальных культур отмечалась цифрами от 0 до 5. Пробелы в двух последних графах означают отсутствие данных.

растворе с кунжутным маслом дало стойкую эмульсию. Введенная подкожно морской свинке смесь, содержащая 10 мг усниновой кислоты, 0.1 мл 20%-го туина 80 в солевом растворе и 0.9 мл кунжутного масла, в течение двух дней быстро рассасывалась из мест введения по организму животного, не вызывая у него никаких особых местных воспалительных явлений или некроза ткани. При введении этой же смеси внутрикожно у животного в месте введения появляется резкая болезненность, наступает острый воспалительный процесс с последующим некрозом ткани. Однако все эти явления быстро изчезают и образовавшаяся язвочка сравнительно быстро заживает. Усниновая кислота в масляно-солевой эмульсии (содержащей туин 80) была применена как лечебное средство при экспериментальном туберкулезе у морских свинок. Туберкулезные бактериальные культуры вместе с масляной эмульсией усниновой кислоты однократно вводились внутрибрюшинно подопытным животным. Последующие дозы подкожных инъекций масляного препарата усниновой кислоты, применявшиеся для лечения зараженных туберкулезом морских свинок, см. в табл. 5.

Таблица 5

Дозы инъекции

В течение какого срока применялась доза препарата	Кристаллы усниновой кислоты в сутки (в мг)	Кунжутное масло в сутки (в мл)	Туин 80 в сутки (в мг)	Тип смеси
4 суток	20	2.0	0.4	Суспензия
2 »	20	1.0	0.1	»
8 »	10	0.5	0.01	Эмульсия
6 »	10	1.0	0.02	»

Опыт длился в течение 32 суток, причем последние 12 дней животные не подвергались лечению. Таким образом, развитие болезни у экспериментально зараженных животных под воздействием масляного препарата усниновой кислоты лишь в какой-то степени могло быть задержано, но не окончательно ликвидировано.

Для осуществления этого опыта было использовано несколько групп морских свинок, экспериментально зараженных туберкулезом.

Первая группа подопытных животных после заражения подверглась лечению масляным препаратом усниновой кислоты (т. е. кристаллической чистой усниновой кислотой, растворенной в кунжутном масле с туином 80); вторая группа зараженных животных подверглась воздействию только смесью туина 80 с кунжутным маслом; третья группа морских свинок, зараженных туберкулезом, не подвергалась никакому лечению (контрольная группа).

В табл. 6 представлены данные о степени развития туберкулеза у подопытных животных всех трех групп. Процесс развития заболевания у животных оценивался по потере в весе.

Животные, не подвергавшиеся лечению, через две недели после заражения начали быстро терять в весе; животные, которые получили только масляные эмульсии с туином 80 (без усниновой кислоты), в течение первых двух недель показали небольшое изменение в весе, но затем у них наступила быстрая, все увеличивающаяся потеря в весе, исключе-

ние составляло лишь одно животное (№ 3576) из десяти; животные, подвергнутые лечению смесью усниновой кислоты с кунжутным маслом и туином 80, потеряли в весе меньше, чем животные второй и третьей группы.

В первой группе подопытных животных, подвергнутых лечению масляным препаратом усниновой кислоты, уменьшение в весе составляло лишь 8%, в то время как у второй группы оно достигало 19%. Процесс развития болезни у разных групп животных протекал неодинаково. Так, в первой группе только у двух морских свинок (№№ 517 и 3582) процесс заболевания развивался в тяжелой форме, причем у второй свинки (№ 3582) образовался обширный абсцесс на животе за счет вторичной неспецифической инфекции, осложнившей ход болезни. Трое животных из этой группы к концу опыта были вялыми. У остальных пяти животных болезнь протекала легко. При вскрытии у них было обнаружено незначительное поражение туберкулезом внутренних органов. Во второй группе подопытных животных у одного из них процесс развивался вяло, тогда как у остальных девяти свинок он протекал в тяжелой форме, и при вскрытии у них имелось весьма значительное поражение различных органов туберкулезом. Смертность у животных этой группы была выше, чем у леченных масляным препаратом усниновой кислоты.

В 1950 г. Маршак опубликовал второе сообщение относительно действия усниновой кислоты на развитие туберкулеза у морских свинок. На базе нового, более значительного экспериментального материала удалось выявить дополнительные свойства и особенности усниновой кислоты как химиотерапевтического средства против туберкулезной инфекции. При этом необходимо заметить, что условия последних опытов Маршака были отличными от условий предыдущих исследований, и поэтому не следует полученные новые результаты сравнивать с теми, которые были сообщены им ранее.

Морские свинки, зараженные бактериальной культурой туберкулеза hominis (штамм $H_{37}RV$), были распределены на пять групп. Свинок первой группы не подвергали лечению; свинок второй группы лечили только усниновой кислотой, т. е. животным этой группы, начиная со следующего дня после заражения, в течение 6 дней подкожно вводили по 20 мг усниновой кислоты в масляно-туиновой смеси и затем в течение 24 дней — по 10 мг; свинок третьей группы лечили большими дозами стрептомицина, вводя им дважды в сутки по 3 мг препарата в течение 30 дней; животных четвертой группы лечили малыми дозами стрептомицина, давая им дважды в сутки по 1 мг стрептомицина в течение всего месяца, и, наконец, морских свинок пятой группы подвергли комбинированному лечению, состоящему в применении усниновой кислоты и малых доз стрептомицина. Примерно через 11—14 дней после окончания месячного лечения животные были умерщвлены и вскрыты. Результаты вскрытия и последующего микроскопического исследования их внутренних органов на наличие туберкулезных поражений представлены в табл. 7. Данные таблицы достаточно ясно указывают на то, что заметная задержка развития туберкулезного процесса у морских свинок возникла лишь вследствие лечения их или большими дозами стрептомицина (по 6 мг в сутки), или комбинированного лечения, состоящего из применения малых доз стрептомицина (по 2 мг в сутки) совместно с усниновой кислотой. Полученный в последнем случае терапевтический эффект нельзя, очевидно, рассматривать как только суммарное действие двух различных компонентов (стрептомицина и усниновой кислоты), а возможно, — это результат синэргетического действия взаимно активизирующих и дополняющих друг друга ингредиентов.

Таблица 6

Лечебное действие масляного препарата усниновой кислоты на морских свинок, экспериментально зараженных туберкулезной инфекцией

Опытные животные	№№ животных	Изменение в весе животного (в г)		Процентное выражение изменения в весе животного	
		с 1-го по 14-й день	с 14-го по 29-й день	с 1-го по 14-й день	с 14-го по 29-й день
I группа подопытных животных, подвергнутых лечению масляным препаратом усниновой кислоты	517	—10	—133 (18 дн.)	—3	—10.3
	3586	—19	— 26	—5.4	— 7.8
	3587	— 3	— 15	—0.8	— 4.3
	2417	— 3	— 47	—0.8	—12.6
	3519	— 7	— 61	—1.9	—16.4
	3589	—15	— 23	—3.9	— 6.2
	3581	— 6	— 96	—1.6	—25.2
	3593	+18	+ 11	+4.6	+ 2.7
	3582	—14	— 53	—3.5	—13.0
	3583	+25	+ 24	+6.3	+ 5.1
II группа подопытных животных, подвергнутых воздействию смесью туина 80 в кунжутном масле . .	2633	+11	— 72	+3.2	—23.5
	3584	—15	— 82 (25 дн.)	—4.3	—19.9
	3560	+ 1	— 73	0	—20.5
	3568	—16	—109	—4.2	—25.7
	3562	—28	—107	—7.3	—22.2
	3564	+ 5	— 77	+1.3	—21.0
	3557	+17	— 19	+4.4	— 8.9
	3597	+24	—112	+6.1	—32.5
	3576	—34	+ 78	—8.5	+ 2.6
	3596	+ 9	— 76	+2.2	—20.6
III группа подопытных животных, не подвергшихся лечению (контрольные)	3547	— 1	— 14	0	— 4.3
	3575	+13	— 50	+3.0	+11.3
	3561	— 8	— 56 (28 дн.)	—2.5	—17.8
	3551	—22	— 91	—5.2	—23.2

Не разрешив вопроса получения воднорастворимых препаратов усниновой кислоты, Маршак, как это было отмечено выше, смог испытать антибактериальные свойства кристаллической усниновой кислоты in vivo, лишь вводя ее подкожно в форме эмульсий в кунжутном масле с туином 80. Однако, так как не было возможности вводить эту смесь ни непосредственно в кровь, ни многократно внутрибрюшинно,[1] Маршаку не удалось достичь при лечении животных еще более эффективных результатов. По этой причине, по нашему мнению, получились у него отрицательные результаты при лечении мышей, экспериментально зараженных пневмококком.

Еще одна из последних работ об антимикробных свойствах лишайников была опубликована в Финляндии исследователем Вартиа (Vartia, 1950). Он испытал 82 местных вида лишайника. Из них 52 вида обнаружили антибактериальные свойства против различных микробов (*Sarcina*

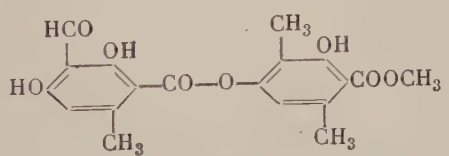
[1] Маршак лишь один раз (в опытах 1947 г.) инъицировал животным масляный препарат усниновой кислоты не подкожно, а внутрибрюшинно, когда он вводил его с бактериальной культурой. При этом он вынужден был снизить в препарате содержание туина 80 до 0.5%.

Таблица 7

Процент животных (по каждой группе), у которых после вскрытия при микроскопическом исследовании внутренних органов обнаружено туберкулезное поражение

Степень туберкулезного поражения внутреннего органа	Контрольные, т. е. нелеченые животные	Животные, леченные усниновой кислотой	Животные, леченные большими дозами стрептомицина (6 мг в сутки)	Животные, леченные малыми дозами стрептомицина (2 мг в сутки)	Животные, леченные усниновой кислотой и малыми дозами стрептомицина
			Печень		
Нет поражения	—	—	10.0%	—	6.6%
Минимальное поражение	5.3%	—	45.0	25.0%	66.7
Легкое поражение	15.7	30.0%	35.0	35.5	—
Умеренное поражение	73.7	70.0	10.0	15.0	—
Выраженное поражение	5.3	—	—	5.0	—
			Селезенка		
Нет поражения	—	—	15.0%	—	6.6%
Минимальное поражение	15.7%	20.0%	40.0	20.0%	60.0
Легкое поражение	15.7	40.0	15.0	30.0	26.7
Умеренное поражение	58.0	35.0	30.0	30.0	6.6
Выраженное поражение	10.0	5.0	—	20.0	—
			Легкие		
Нет поражения	—	5.0%	45.0%	30.0%	33.0%
Минимальное поражение	36.9%	5.0	50.0	10.0	14.0
Легкое поражение	42.1	55.0	5.0	45.0	33.0
Умеренное поражение	21.0	30.0	—	10.0	20.0
Выраженное поражение	—	5.0	—	5.0	—

aurea, *Staphylococcus aureus*, *Streptococcus hemolyticus*, *Escherichia coli*, *Proteus vulgaris*, *Corynebacterium diphtheriae*, *Bacillus subtilis* и *B. megatherium*). Некоторые виды лишайников проявили активность и против патогенных грибов. Автор отмечает, что отдельные производные атранорина (XXX):



Атранорин
(XXX)

(последний был получен из многих видов лишайников) оказали задержку в развитии бактериальной культуры *Proteus vulgaris* в разведении 1 : 10 000.

Баржеллини (Bargellini, 1946) с группой своих сотрудников произвел сравнительное изучение антимикробных свойств у двух лишайниковых

кислот: усниновой и вульпиновой. Так как усниновая кислота совершенно не растворима в воде, то авторы использовали ее калийную соль, которая обладала способностью растворяться в воде. Вульпиновую кислоту испытывали в неизмененном виде, вероятно потому, что она в очень незначительном количестве растворялась в воде.

Результаты испытания антибактериальных свойств указанных кислот приведены в табл. 8.

Обе кислоты не оказали никакого отрицательного влияния на развитие следующих бактерий: *Bact. pyocyaneum*, *Escherichia coli*, *Bact. flexneri*, *Salmonella typhi*, *Salmon. paratyphi* B, *Bact. dysenteriae* и *B. pneumoniae*.

Таким образом, усниновая и вульпиновая кислоты проявили антибактериальную активность только в отношении грамположительных форм микробов. Грамотрицательные виды бактерий оказались резистентными по отношению к этим двум лишайниковым кислотам. Как это видно из данных, приведенных в таблице, степень антимикробной активности у усниновой кислоты от 3 до 8 раз выше, чем у вульпиновой.

Таблица 8

Антибактериальные свойства усниновой и вульпиновой кислот различной концентрации

Виды бактерий	Концентрация кислоты, при которой наступает полная задержка развития бактерий	
	k-соль усниновой кислоты	вульпиновая кислота
Staphylococcus aureus	1: 60000	1:10000
Corynebacterium diphtheriae	1:110000	1:20000
Bacillus anthracis	1:180000	1:60000
B. megatherium	1:110000	1:15000

Флора нашей Родины богата лишайниковыми формами. В зонах тундры, лесотундры и леса широко представлены лишайники. В хвойных и смешанных лесах лишайниками обрастают ветви и стволы различных деревьев. В верещатниках и сосновых борах, обильно произрастая на почве, они часто образуют сплошной лишайниковый покров. В более южных районах, в степях и полупустынях повсюду встречаются лишайники, видовой состав которых иной, чем на севере. Среди них особенно много лишайника *Parmelia vagans*. Его лечебным свойствам в настоящее время посвящена не одна научная статья. Наконец, следует упомянуть еще о наших горных районах, которые также таят как в своих высокогорных лесах, так и в тундрах немалое количество различных представителей лихенофлоры.

Рассмотренные в обзоре научные материалы, полученные в результате экспериментального изучения антимикробных свойств лишайников, настоятельно требуют организации и проведения широких и интенсивных изысканий новых и эффективных антибиотиков среди большой и весьма разнообразной лишайниковой флоры, какой обладает наша страна.

ЛИТЕРАТУРА

Анненков Н. Ботанический словарь. М., 1859; СПб., 1878.
Голлербах М. М. и Еленкин А. А. Лишайники, их строение, жизнь и значение. Учпедгиз. 1938.
Гранат Е. Е. Лечение цынги ягелем (C. cucullata). Вопросы питания, № 5, 1935.
Гранат Е. Е. Витамин С. Хабаровск, Дальневост. Гос. изд., 1938, стр. 1—104.
Иванов В. В. Пармелия в народной медицине. Природа, № 6, 1947, стр. 59.
Иванов В. В. Из материалов к изучению дикорастущих растений. Уч. зап. Уральск. педагог. инст., вып. 1, 1947.
Иванов В. В. и Иванова С. Е. Новое о лечебных свойствах Пармелиа. Природа, № 2, 1950, стр. 36.
Курсанов А. Л. и Дьячков Н. Н. Лишайники и их практическое использование. М.—Л., Изд. АН СССР, 1945.
Лебедев Д. В. Антибиотические вещества лишайников. Природа, № 2, 1948.
Лебедев Д. В. Новые данные об антибиотической активности лишайниковых кислот. Природа, № 8, 1948.
Пахунова В. Г. и Лозовой Д. И. Лишайники в высокогорных лесах Грузинской ССР. Тр. Тбил. бот. инст., т. 17, 1948, стр. 135.
Савич В. П. Съедобные и кормовые лишайники. Приложение к журналу «Вестник Знания», Природные богатства СССР, Л., 1932, стр. 63.
Савич В. П. Волчий лишайник. Природа, № 10, 1948, стр. 71.
Шемякин М. М. и Хохлов А. С. Химия антибиотических веществ. 1949.
Adams R. a. others. Phys. Rev., v. 12, 1932, p. 166.
Amoreux M. Recherches et expériences sur les divers lichens, dont on peut faire usage en Médicine et dans les Arts. Mém. Lyon, second mémoire, 1787.
Asahina Y. Journ. Japan. Bot., v. 12—16. Статьи с 1936 по 1940 г.; Beri. d. Chemi. Ges. Статьи с 1932 по 1939 г.
Asahina Y. Fortschr. Chem. Org. Naturstoffe, Bd. 2, 1939, p. 27.
Bargellini G. Atti Acad. Naz. Lincei Rendiconti, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat., Ser. 8, 1, 1946, p. 1252.
Barry V. C. Nature, v. 158, 1945, p. 131; 1946, p. 862.
Barry V. C. and McNolly P. A. Nature, v. 156, 1945.
Barry V. C., O'Rourke L. a. Twomey D. Nature, v. 160, 1947, p. 800.
Barry V. C. and Twomey D. Proc. Roy. Irish Acad., v. 53, Sect. B, N 7—8, 1950.
Burkholder P. R. und Ewans A. W. Bull. Torrey Bot. Club, v. 72, № 2, 1945, p. 157.
Burkholder P. R., Ewans A. W., McWeigh J. and Thornton H. K. Proc. Nat. Acad. Sc. USA, v. 30, № 9, 1944, p. 250.
Curd F. and Robertson A. Journ. Chem. Soc., 1937, p. 894.
Foster T., Robertson A. and Healy T. V. Journ. Chem. Soc., 1939, p. 1594.
Hesse O. Journ. prakt. Chem. Статьи с 1898 по 1916 г.
Kosteletzky V. F. Allgem. Medicin. Pharmaz. Flora, Bd. 1, Prag, 1831.
Luyken I. A. Vesaliensis. Tentamen historiae lichenum in genere cui accedunt primae Linneae distributionis novae. Göttingae, 1809.
Marshak A. U. S. Publ. Health Repor., v. 62, № 1, 1947, p. 3.
Marshak A., Barry C. T., Craig L. C. Science, v. 106, 1947, p. 394.
Marshak A. and Kuschner. U. S. Publ. Health Repor., v. 65, № 5, 1950, p. 31.
McNolly P. A. Brit. Journ. exper. path., v. 28, 3, 1947, p. 161.
Mikoshiba K. Цит. по реф.: Chem. Zentralbl., II, 1938, p. 1990 (Japan. Journ. medic. Sci. Tokyo, IV, Pharmacol. 9, XII, 1936, p. 77).
Nolan T. J. Sci. Proc. Roy. Dub. Soc., v. 21, 1934, p. 6; 1935, p. 67; 1936, p. 333; 1937, p. 557.
Nolan T. J. Ibid., v. 23, 1934, p. 151.
Nolan T. J. a. others. Ibid., v. 24, 1948, p. 319.
Pfaff C. H. Schw. Journ. chem. phys., Bd. 47, 1826, p. 476.
Robinson R. and Birch A. Y. Journ. Chem. Soc., 1940, p. 505.
Rochleder F. und Heldt W. Just. Lieb. Ann. Chemie, Bd. 48, 1, 1843.
Roques H. C. R. Soc. Biol., t. 142, 1948, p. 1592.
Roques H. Bull. Soc. Chem. Biol., t. 31, 1949, p. 15.
Rosenthal D. A. Synopsis Plantarum diaphoricarum. Systematische Uebersichte der Heil-, Nutz-u. Giftpflanzen aller Länder. 1862.
Schöpf C. Naturwiss., Bd. 26, 1938, p. 772.
Schöpf C. und Heuck. Just. Lieb. Ann. Chemie, Bd. 459, H. 2 u. 3, 1927, p. 233.
Schöpf C. and Ross F. Just. Lieb. Annal. Chem., B. 546, H. 1, 1940.
Shibata S., Ukita T., Tamura T. und Miura Y. Цит. по реф.: Chem. abstr., v. 43, № 17, 1949 (Japan. Med., v. 1, 1948, p. 152).

Shriner R. L. und Adams R. Journ. Pharmacol., v. 45, 1932, p. 121.
Stoll A., Renz J. und Brack A. Experientia, v. 3, № 3, 1947, p. 111; 1947, p. 115.
Vartia K. O. Цит. по реферату в: Bull. d'inst. Pasteur, t. 48, № 9, 1950, p. 775 (Ann. Med. exper. et biol. Fenniae, t. 27, 1949, p. 46).
Widman O. Annal. d. Chem., Bd. 310, 1900, p. 230.
Widman O. Ibid., Bd. 324, 1902, p. 184.
Willemet M. Lichenographie économique ou histoire des Lichens utiles dans la Médicine et dans les Arts. Mém. Lyon, premier mémoire, 1787.
Zopf W. Flechtenstoffe in chemisch., botan., pharmakolog. und techn. Beziehung. Jena, 1907.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

А. Л. АБРАМОВА и И. И. АБРАМОВ

К СИСТЕМАТИКЕ SCLEROPODIUM ORNELLANUM (MOL.) MOL.

При изучении юго-осетинской флоры мхов выяснилось, что один из видов, обнаруженный в наших сборах, уже имелся в гербарии Юго-Осетинского горно-лугового стационара и был определен О. Ф. Газе как *Pseudoscleropodium purum*. Внешнее сходство и первоначальное микроскопическое исследование как будто подтверждали правильность определения, но шероховатость ножки коробочки сразу же поставила под сомнение возможность отнесения этих образцов к роду *Pseudoscleropodium* (Limpr.) Fleisch. Для этого имелись и чисто географические предпосылки, потому что голарктический представитель этого олиготипного рода, *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch., приурочен в основном к равнинным и предгорным местообитаниям, тогда как наше растение было собрано высоко в горах.

Тщательное изучение собранного нами довольно богатого материала, а также экземпляров, определенных Газе, показало, что есть и другие устойчивые признаки, свидетельствующие против отнесения этих образцов к роду *Pseudoscleropodium*. Тем не менее наглядно выступали если не родственные отношения, то морфологическое сходство с последним родом.

Pseudoscleropodium относительно недавно выделен Флейшером (Fleischer, 1915—1922) из рода *Scleropodium* Br. et Sch., в котором в качестве секции он был намечен Лимприхтом (Limpricht, 1904). В связи с этим возникла настоятельная необходимость ознакомиться с видами рода *Scleropodium* и некоторыми представителями рода *Cirriphyllum* Grout, часть видов которого в стерильном состоянии весьма напоминает виды *Scleropodium*. К этому времени наш материал обогатился сборами И. Х. Блюменталя из высокогорий северо-западного Кавказа. Это позволило уточнить условия произрастания изучаемого вида и подтвердило его высокогорную приуроченность. Одновременно было установлено сходство с образцами из сборов К. Н. Игошиной в горах Среднего Урала.

В результате дальнейших исследований оказалось возможным отождествить кавказские образцы с европейским горным видом *Scleropodium ornellanum* (Mol.) Mol., который Бротерус (Brotherus, 1925), согласно Леске (Loeske, 1910), включил в число видов рода *Cirriphyllum* как *Cirriphyllum ornellanum* (Mol.) Loeske. В то же время не оставалось никаких сомнений в принадлежности образцов из сборов К. Н. Игошиной к *Cirriphyllum apiculigerum* (Lindb. et Arn.) Broth. Этот вид был описан Линдбергом и Арнеллем (Lindberg et Arnell, 1890) по образцам без спорогонов из окрестностей Плахино близ устья р. Енисея, под родовым названием *Hypnum*. Позже он собирался Б. Н. Городковым в горах Полярного Урала.

Б. Н. Городков (1932) дополнил описание этого вида, подробно остановившись на характеристике строения спорогона. Оставались неизвестными только колпачок, крышечка и колечко.

Таким образом, перед нами встал целый ряд вопросов, от решения которых зависело уточнение видовой и родовой принадлежности материалов, собранных на Кавказе. Во-первых, нужно было установить, в каких отношениях находятся *Scleropodium ornellanum* (Mol.) Mol. и *Cirriphyllum apiculigerum* (Lindb. et Arn.) Broth., которые Бротерусом поставлены рядом в системе одного и того же рода *Cirriphyllum*. Иенсен (Jensen, 1939) пошел дальше: он признает только *Cirriphyllum ornellanum* (Mol.) Loeske, а *Hypnum apiculigerum* Lindb. et Arn. относит к нему в качестве синонима.[1] Во-вторых, нужно было выяснить вопрос о родовой принадлежности *Scleropodium ornellanum*, т. е. относится ли он к роду *Scleropodium*, или *Cirriphyllum*, или к роду *Pseudoscleropodium*?

Решение третьего вопроса — о видовой самостоятельности *Scl. ornellanum* — должно было предшествовать решению двух первых ввиду того, что ряд авторов — Менкемейер (Mönkemeyer, 1927), Гамс (Gams, 1950) и другие — отказывается признать видовую самостоятельность *Scleropodium ornellanum*.

Молендо (Molendo) в 1865 г. описал *Scleropodium ornellanum* по личным сборам из Ломбардских Альп. В работе он использовал как собственные образцы, так и определенные им в сборах Голлера (Holler) из Альгейских Альп. В последних Молендо обнаружил незначительное количество этого вида и бо́льшую примесь *Brachythecium glareosum* наряду с *Brachythecium reflexum* и другими мхами. Позже Гехееб (Geheeb, 1877) исследовал образцы Голлера и полностью присоединился к Молендо. Менкемейер же писал, что в просмотренном им материале (сборы Голлера), по его мнению, имелся ошибочно определенный *Brachythecium rutabulum*, близкий к f. *flavescens*, в другом пакетике оказался *Rhynchostegium murale* (сборы Фамиллера). Кроме того, он говорит о том, что сюда же, к *Scleropodium ornellanum*, могли быть отнесены угнетенные формы *Cirriphyllum piliferum*. В заключение Менкемейер приходит к выводу, что *Scleropodium ornellanum* является сомнительным видом. Гамс (Gams, 1950) совершенно определенно считает *Scleropodium ornellanum* альпийской уродливой формой *Cirriphyllum piliferum*.

Ввиду вышеуказанного нам необходимо было в первую очередь выяснить, какими признаками отличался вид, описанный Молендо, от широко распространенного лесного вида *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout. В самом начале следует напомнить, что *Cirriphyllum piliferum* поднимается довольно высоко в горы и в пределах Юго-Осетии, в верховьях р. Большой Лиахвы, произрастает в субальпийских березняках, на полянах и под пологом березы с кавказским рододендроном, на высоте до 2600 м над ур. м. Все экземпляры этого вида, собранные в Юго-Осетии, оказались стерильными. В то же время *Scleropodium ornellanum* растет в близком соседстве с местонахождениями *Cirriphyllum piliferum* и нередко встречается на высоте от 2200 до 2600 м в рододендроновых верещатниках, на опушке березняков и на травянистых склонах. Среди сборов имеются спороносящие экземпляры.

---

[1] Леске (Loeske, 1910), ссылаясь на письменное сообщение Кульманна, считает вероятным, что *Hypnum apiculigerum* Lindb. et Arn. должен быть отнесен к *Cirriphyllum ornellanum* или к *C. piliferum*. Подтверждение этому взгляду он находит в сравнении описаний этих видов, поскольку гербарные образцы *Hypnum apiculigerum*, повидимому, остались ему неизвестными.

По внешнему виду *Scleropodium ornellanum* сравнивался Молендо и Лимприхтом с *Pseudoscleropodium purum*. Лимприхтом предполагались и близко родственные отношения между этими видами. *Pseudoscleropodium purum* отличается гладкой ножкой спорогона, пористыми стенками клеток листа, вздутыми ушками из немногочисленных прозрачных клеток и поперечным разрезом стебля (рис. 1). Стебель у *Pseudoscleropodium purum* округлый с маленьким центральным пучком, буреющим с возрастом; основная ткань очень рыхлая, постепенно переходящая

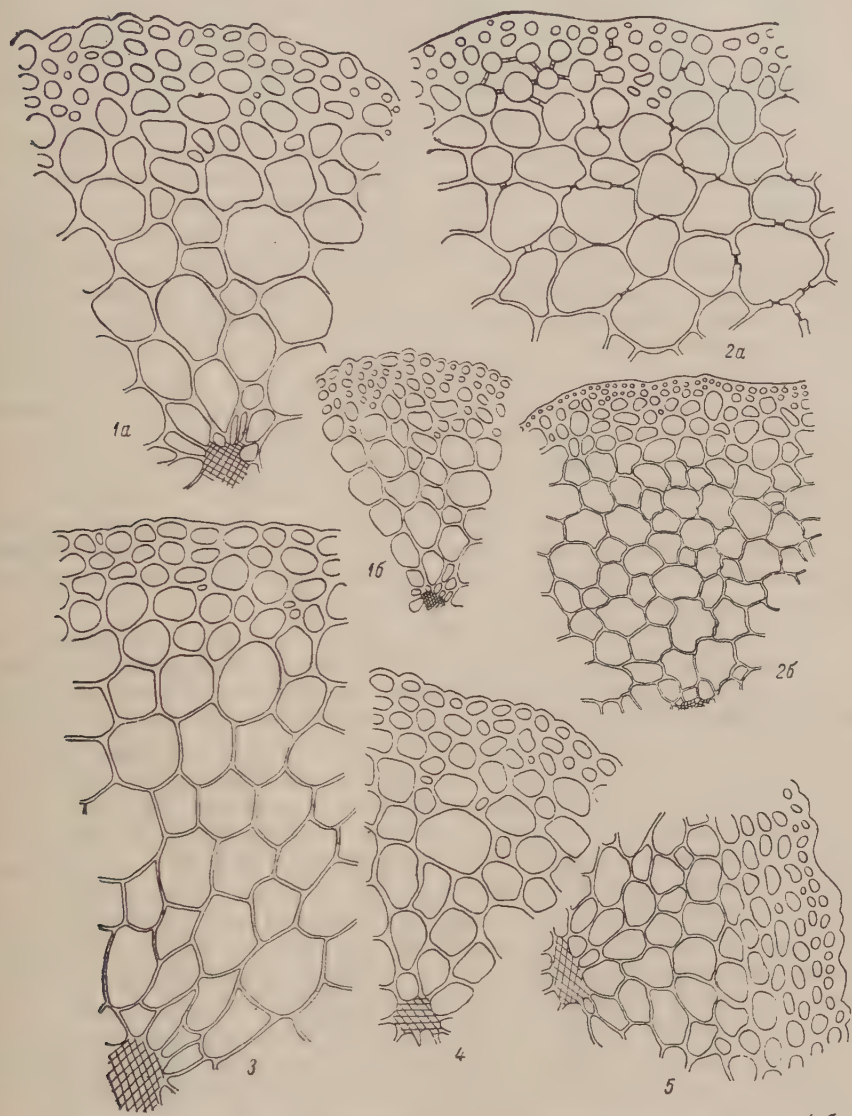


Рис. 1. Поперечные срезы стеблей. *1а, 1б — Scleropodium ornellanum* (образец Молендо — Альпы); *2а, 2б — Pseudoscleropodium purum* (образец Малеева — Абхазия); *3 — Cirriphyllum piliferum* (образец Полякова — Алтай); *4 — Cirriphyllum apiculigerum* (образец Городкова — Урал); *5 — Scleropodium Tourretii=Scl. illecebrum* (образец Борнмюллера — о. Тенериф.). (Ориг.).

в одно-двуслойную субстереидную желтую кору (рис. 1). Лимприхт (Limpricht, 1904) указывает, что в сомнительных случаях у недостаточно четко отличающихся угнетенных экземпляров *Ps. purum* особое внимание следует обратить на такие признаки, как субстереидная мелкоклетная кора стебля и сильно пористая клеточная сеть основания листа, которыми вышеуказанный вид отличается от *Scl. illecebrum* (Vaill. Schwaegr.) Br. eur. [= *Scleropodium Tourretii* (Brid.) L. F. Koch].[1] По нашим данным, этими же признаками *Ps. purum* отличается и от *Scl. ornellanum*.

Не меньшее внешнее сходство обнаруживается между *Scleropodium ornellanum* и *Cirriphyllum piliferum*, тем более что оно опирается на некоторое сходство клеточной сети и сходные очертания листьев. Широко яйцевидные листья у *Cirriphyllum piliferum*, как правило, в округлой верхушке заканчиваются волосовидно-вытянутым длинным острием, но иногда по стеблю имеются листья более коротко заостренные (рис. 2). Их форма весьма напоминает форму коротко заостренных широко яйцевидных листьев *Scleropodium ornellanum* (рис. 3, 5). Все это вместе взятое, видимо, и явилось основанием для отождествления *Scleropodium ornellanum* с высокогорными формами *Cirriphyllum piliferum*. Какие же признаки позволяют все же разграничивать эти два вида?

На основании изучения всего имевшегося в нашем распоряжении гербарного материала с привлечением литературных источников нами было установлено, что *Cirriphyllum piliferum* является двудомным видом. Внутренние перихециальные листья у него без жилки, из влагалищного основания шиловидно заостренные, с неравномерно зубчатым краем (рис. 2). Крышечка конусовидная, с длинным клювиком.

Scleropodium ornellanum, как показал весь просмотренный материал, — однодомный вид; по Молендо (Molendo, 1865) и другим авторам, — одно-двудомный, с единичным случаем обоеполого побега. Внутренние перихециальные листья без жилки, яйцевидно-ланцетные, прямые, слабо складчатые, в верхней части заостренные, с отогнутой, слегка пильчатой верхушкой (рис. 4, 6, 9). Крышечка конической формы (рис. 7).

Эти устойчивые и разграничивающие признаки, на наш взгляд, не оставляют сомнений в видовой самостоятельности *Scleropodium ornellanum* и позволяют считать неосновательными попытки отождествлять этот вид с *Cirriphyllum piliferum*, хотя бы и с его угнетенной формой. Указанные признаки можно дополнить более мелкими, но довольно устойчивыми признаками, которые сами по себе могли бы показаться неубедительными. Стеблевые и веточные листья у *Scleropodium ornellanum* никогда не бывают с длинно вытянутым волосковидным острием, как это имеет место у *Cirriphyllum piliferum*. Жилка у *Scleropodium ornellanum* короче и обычно не достигает середины листа, тогда как у *Cirriphyllum piliferum* жилка чаще оканчивается над серединой листа. Край у стеблевых и особенно у веточных листьев *C. piliferum* от основания ясно пильчатый, более грубо пильчатый в верхушке листа. У *Scl. ornellanum* край листа более нежно пильчатый только в верхушке (рис. 3, 5, 6, 8).

Стебель у *C. piliferum* округлый, с маленьким центральным пучком; кора двух-трехслойная, с умеренно утолщенными оболочками клеток; основная ткань рыхлая, крупноклетная, с тонкими оболочками, резко отграниченная от коры (рис. 1).

---

[1] Кох (Koch, 1949) восстанавливает тождество *Hypnum illecebrum* Hedw. (1801) с *H. Boscii* Schwaegr. (1816) (*Cirriphyllum*), а *H. illecebrum* L., Brid. (1801) с *H. Tourretii* Brid. (1812) (*Scleropodium*). Поэтому, согласно международным правилам ботанической номенклатуры, следует писать *Cirriphyllum illecebrum* (Hedw.) L. F. Koch, а не *C. Boscii*, и *Scleropodium Tourretii* (Brid.) L. F. Koch, а не *Scleropodium illecebrum*.

У *Scl. ornellanum* стебель округло шестиугольный, с маленьким центральным пучком; кора желтая, трех-четырех-, редко шестислойная,

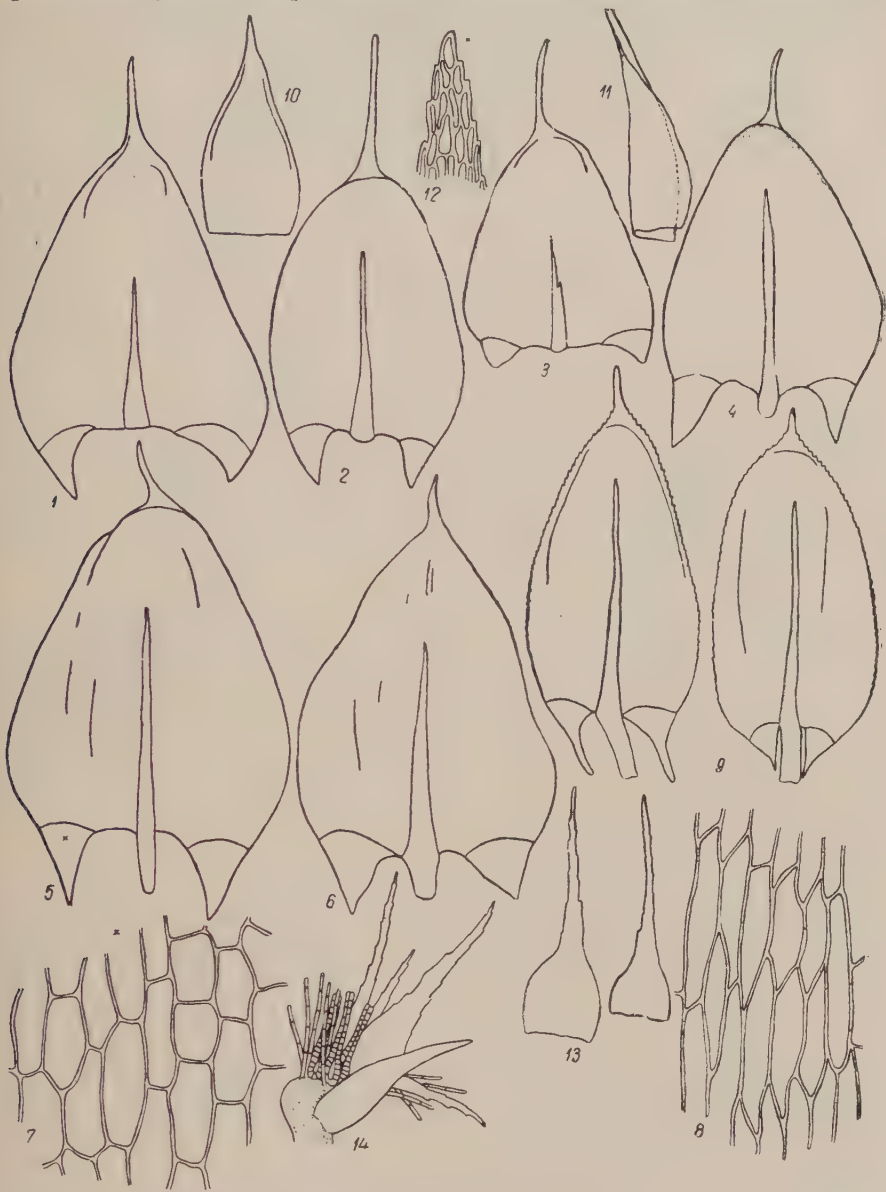


Рис. 2. *Cirriphyllum piliferum* (образец Полякова — Алтай). *1—6* — стеблевые листья; *7* — клетки ушка; *8* — клетки пластинки листа; *9* — веточные листья; *10*, *11* — наружные перихециальные листья; *12*— верхушка наружного перихециального листа; *13* — внутренние перихециальные листья; *14* — архегонии. (Ориг.).[1]

клетки толстостенные с довольно широкими просветами; основная ткань крупноклетная с равномерно утолщенными оболочками, наружные клетки желтые, толстостенные, внутренние тонкостенные. Переход от толсто-

[1] На всех рисунках одинаковым числом крестиков обозначена деталь и откуда она взята.

стенных клеток коры к тонкостенным клеткам основной ткани более или менее постепенный (рис. 1).

Все вышеуказанные признаки, как мы видим, подтверждают видовую самостоятельность *Scleropodium ornellanum*.

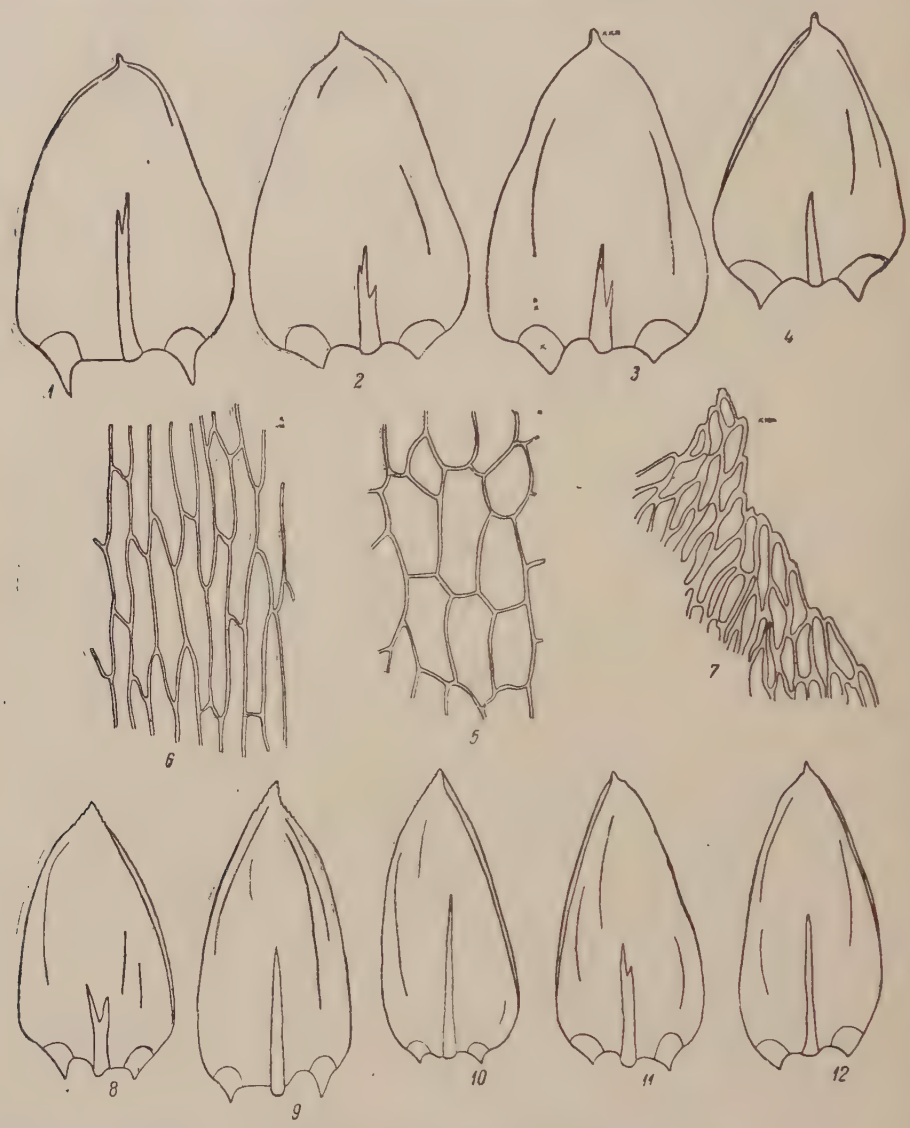


Рис. 3. *Scleropodium ornellanum* (образец Молендо — Альпы). *1—4* — стеблевые листья; *5* — клетки ушка; *6* — клетки пластинки листа; *7* — верхушка листа; *8—12* — веточные листья. (Ориг.).

Для решения следующего вопроса — о тождестве *Scl. ornellanum* и *Cirriphyllum apiculigerum* — было проведено сравнение описаний этих видов, которое показало полное сходство изучаемых видов, подкрепленное также и сравнением аутентичных экземпляров *Scleropodium ornellanum* сборов Молендо из Ломбардских Альп (№ 95) с экземплярами Б. Н. Городкова с Полярного Урала.

Сборы Арнелля, по которым был описан *C. apiculigerum* Линдбергом и Арнеллем, в гербарии Отдела споровых Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР отсутствуют. Образец, собранный П. З. Матвеевым на берегу озера близ сел. Дудинского на р. Енисее 3 VIII 1914 и определенный Бротерусом как *Cirriphyllum apiculigerum* (Lindb. et Arn.) Broth., при проверке оказался принадлежащим другому роду [по З. Н. Смирновой, его следует отнести к *Drepanocladus badius* (Hartm.) Roth].

В подтверждение тождественности сравниваемых видов сопоставляем их описания.[1]

Scleropodium ornellanum (Mol.) Mol. (По Молендо и Лимприхту)	*Cirriphyllum apiculigerum* (Lindb. et Arn.) Broth. (По Линдбергу и Арнеллю—Городкову)
Дернинки рыхлые, нежные, бледно- и желто-зеленые, слабо блестящие.	Дернинки рыхлые, нежные, бледножелтые, блестящие.
Стебель неправильно перистый. Ветви загнутые, к кончику утонченные; кора стебля толстостенная, желтая, 2—3-слойная, постепенно переходящая в равномерно утолщенные клетки рыхлой основной ткани.	Стебель стелющийся, довольно правильно перисто ветвистый. Ветви изогнутые, островатые; кора стебля толстостенная, 3—4-слойная, постепенно переходящая в равномерно утолщенные клетки основной ткани (поперечный срез по данным авторов с образцов Б. Н. Городкова).
Стеблевые листья вогнутые, из сбегающего широкого основания коротко яйцевидные, закругленные или с крохотным острием, 1.3 мм дл. и 1 мм шир.	Стеблевые листья сильно вогнутые, в углах слабо сбегающие, широко овальные, на широкой и тупой верхушке коротко заостренные, 1.5 мм дл. и 0.8—0.9 мм шир.
Жилка простая, иногда неправильно двураздельная, большей частью до $^1/_4$, редко до $^1/_2$ длины листа.	Жилка в основании широкая, выше середины листа исчезающая.
Клетки листа тонкостенные, в середине листа 6—7 μ шир. и 40—90 μ дл. (1:6,12).	Клетки листа прозенхиматические, прозрачные, нижние 6—9 μ шир., 50—90 μ дл.; верхние короче, 20—25 μ дл., но немного шире.
Клетки ушков квадратные и прямоугольные, зеленые, 12—20 μ шир.	Клетки ушков прямоугольно-квадратные, вздутые, непрозрачные.
Веточные листья продолговатые, коротко заостренные или тупые, иногда с крохотной верхушечкой, менее вогнутые, в верхушке более ясно пильчатые, с короткой, часто двойной жилкой.	Веточные листья более узкие, туповато заостренные, в верхушке нежно пильчатые, с более слабой, часто раздвоенной жилкой.
Двудомный—однодомный.	Двудомный — однодомный.
Перихециальные листья постепенно заостренные, с отогнутыми верхушками, цельнокрайние.	Перихециальные листья широкие, отогнутые, без жилки, цельнокрайние или слабо пильчатые, внезапно в верхушке коротко и широко суженные.
Ножка спорогона шероховатая. (Рис. 3, 4).	Ножка спорогона бородавчатая. (Рис. 8, 9).

Нами уже отмечалось, что Лимприхт сближал *Scleropodium ornellanum* и *Pseudoscleropodium purum*. По этому поводу Аманн (Amann, 1933) пишет, ссылаясь на письменное сообщение Мейлана (Meylan),

[1] К сожалению, известная терминологическая неточность и некоторая субъективность авторов при оценке и описании тех или иных признаков не дают полного совпадения приведенных описаний. Однако тождество видов совершенно неоспоримо доказывают таблицы с рисунками, сделанные авторами этой статьи с оригинальных образцов Молендо (№ 95) и Городкова.

что это сопоставление было одним из редких промахов Лимприхта. Сам Мейлан рассматривал *Scl. ornellanum* как подвид от *Eurhynchium piliferum*, позже включенный Граутом (Grout, 1898) в состав рода *Cirriphyllum*. Однако Мейлан допускал возможность его видовой самостоятельности, но в объеме рода *Eurhynchium* и совершенно не соглашался относить его к роду *Scleropodium*. Точно так же Бротерус (Brotherus, 1909) в более ранней своей работе рассматривал *Cirriphyllum apiculigerum* в качестве вида, очень близкого к *C. piliferum*, но *Scl. ornellanum* в той же работе включен им в род *Scleropodium*.

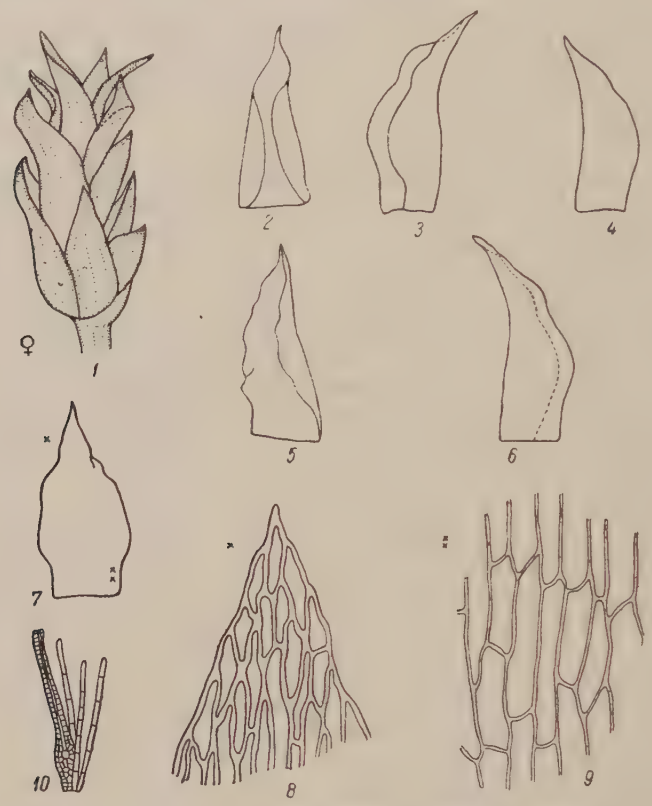


Рис. 4. *Scleropodium ornellanum* (образец Молендо — Альпы). *1* — гинецей; *2—7* — перихециальные листья; *8* — верхушка перихециального листа; *9* — клетки основания перихециального листа; *10* — архегоний. (Ориг.).

Чтобы наметить решение вопроса о роде, нужно выяснить родовые признаки *Scleropodium* и *Cirriphyllum*. Эти отличительные признаки в конечном итоге сводятся к отличиям в форме крышечки спорогона и в форме главным образом внутренних перихециальных, а также и стеблевых листьев.

Крышечка у представителей рода *Cirriphyllum* имеет длинновытянутый клювик, у *Scleropodium* крышечка конусовидная, коротко заостренная. Внутренние перихециальные листья у *Cirriphyllum* из влагалищного основания быстро, длинно и тонко заостренные, ясно зубчатые. У *Scleropodium* внутренние перихециальные листья яйцевидно-ланцетные, прямые, слабо складчатые, в верхушке заостренные, с отогнутой верхуш-

кой, по краю почти цельные; листовая верхушка с едва выступающими углами клеток края. Устойчивость признаков в характере очертаний перихециальных листьев была прослежена нами в роде *Cirriphyllum* у видов *C. piliferum*, *C. cirrosum* (рис. 2, 10), *C. crassinervium* и у следую-

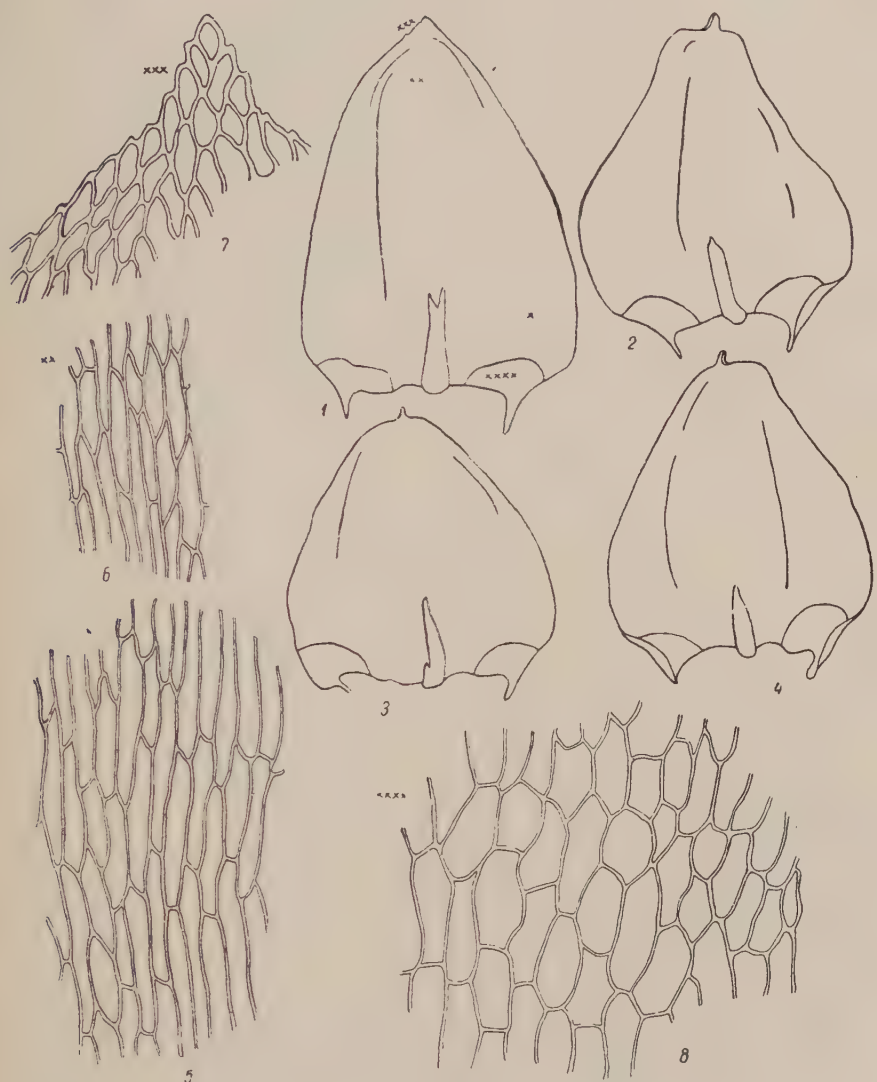


Рис. 5. *Scleropodium ornellanum* (образец авторов — Юго-Осетия). *1—4* — стеблевые листья; *5* — клетки пластинки листа; *6* — клетки верхней части листа; *7* — верхушка листа; *8* — клетки ушка. (Ориг.).

щих видов рода *Scleropodium: Scl. Tourretii*, *Scl. ornellanum* (рис. 4, 6, 11), *Scl. caespitosum*, *Scl. colpophyllum* и др.

Есть все основания предполагать, что до последнего времени крышечка у *Scl. ornellanum* оставалась неизвестной, а следовательно, не был выявлен один из таких существенных родовых признаков, хотя следует оговориться, что Кульманном (Culmann, 1904) приводится рисунок молодой коробочки *Scl. ornellanum*. Изучая этот рисунок, можно прийти

к заключению, что крышечка у этого вида имеет конусовидную форму. На одном экземпляре из наших юго-осетинских сборов также найдена коробочка с конусовидной крышечкой.

Рис. 6. *Scleropodium ornellanum* (образец авторов — Юго-Осетия). *1—4* — веточные листья; *5* — гинецей; *6—9* — перихециальные листья; *10—12* — перихециальные листья, окружающие ножку; *13* — андроцей; *14—17* — перигониальные листья. (Ориг.).

Таким образом, несмотря на желательность подтверждения этого признака на более многочисленном материале, мы, опираясь к тому же на особенности перихециальных листьев, вынуждены считать более правильным включение рассматриваемого вида в систему рода *Scleropodium*.

В соответствии с этим следует говорить о *Scleropodium ornellanum* (Mol.) Mol. in Lor., Bryol. Notizb. (1865) 69 и в качестве синонимов относить к нему следующие названия: *Hypnum cyclophyllum* Mol. in sched. 1863, n° 95; *Hypnum ornellanum* Mol., Moosstud. Algäu. Alp. (1865) 109; *Brachythecium ornellanum* Vent. et Bott., Enum. crit. (1884) 9; *Hypnum apicu-*

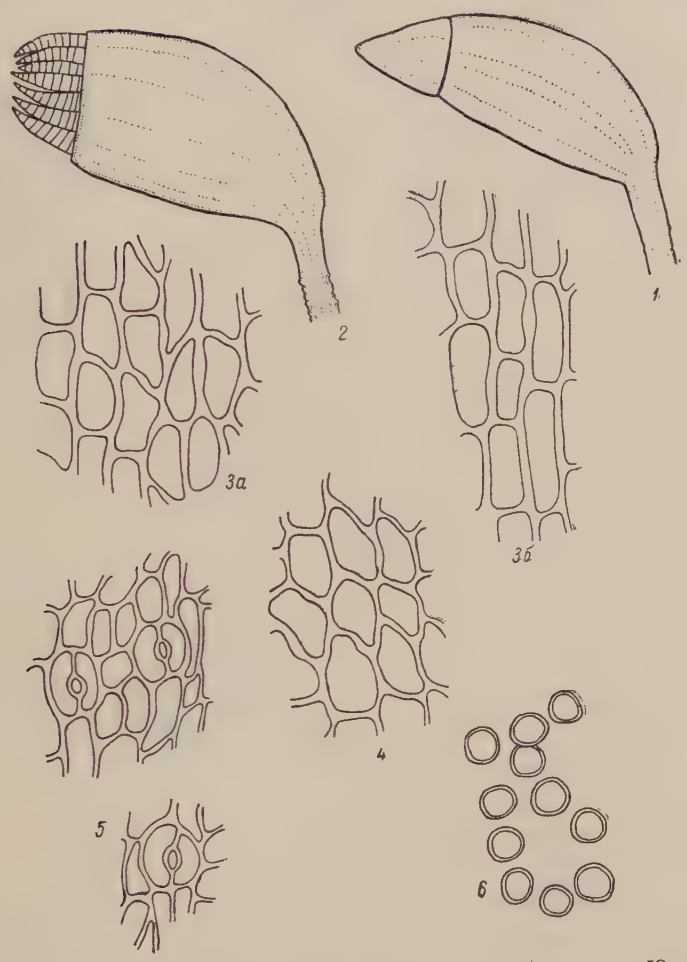


Рис. 7. *Scleropodium ornellanum* (образец авторов — Юго-Осетия). *1* — молодая коробочка; *2* — открытая коробочка; *3а*, *3б* — клетки экзотеция со спинной стороны коробочки; *4* — клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки; *5* — устьица; *6* — споры. (Ориг.).

ligerum Lindb. et Arn., Musci Asiae bor., II (1890) 132; *Cirriphyllum apiculigerum* Broth., Nat. Pflanzenfam., Laubm. (1909) 1154; *Cirriphyllum ornellanum* Loeske, Morph. Syst. Laubm. (1910) 180.

В заключение даем описание вида в его современном понимании.

Дернинки рыхлые, нежные, бледнозеленые, блестящие. Стебель стелющийся, до 10 см дл., вздуто облиственный, довольно правильно перисто ветвистый, с ветвями изогнутыми, островатыми. Кора стебля 2—4-слойная, желтоватая, толстостенная, с довольно широким просветом клеток, постепенно переходящая в равномерно утолщенные клетки

рыхлой основной ткани; центральный пучок маленький, буреющий с возрастом. Стеблевые листья слегка отстоящие, в сухом состоянии рыхло черепичато прилегающие, сильно вогнутые, 1—2 мм дл. и 0.6—1.5 мм шир., из сбегающего широко овального основания, яйцевидно-овальные, не складчатые, только у основания слабо отвернутые, в закругленной, иногда очень слабо пильчатой верхушке с маленьким острием. Жилка

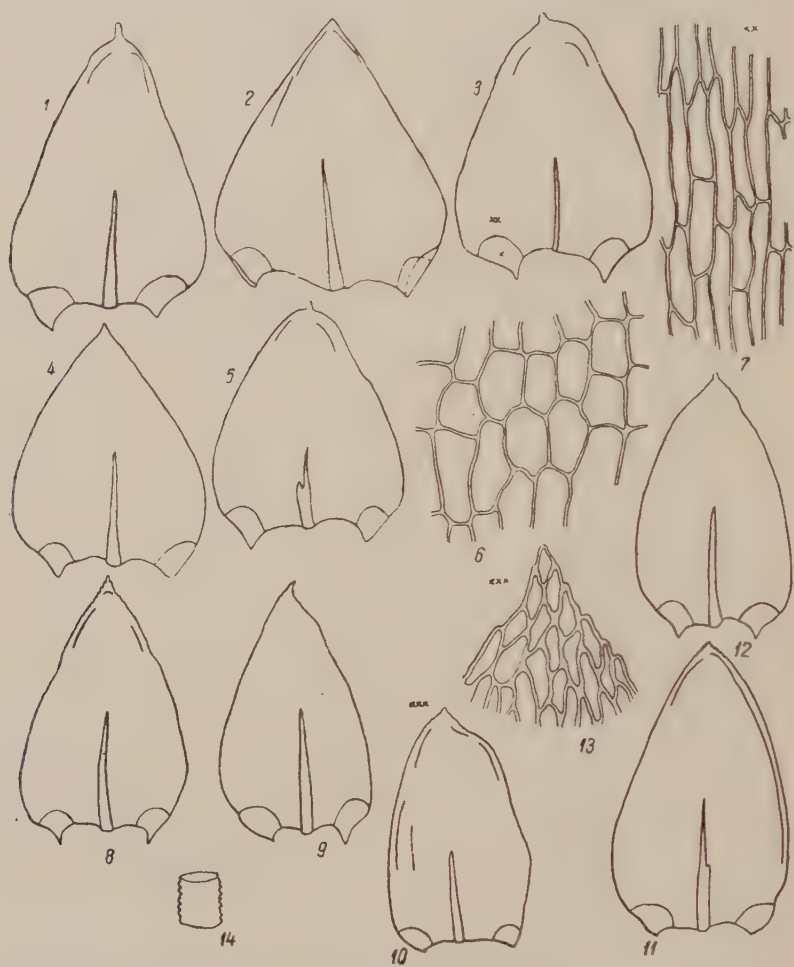


Рис. 8. *Cirriphyllum apiculigerum* (образец Городкова — Урал). *1—5* — стеблевые листья; *6* — клетки ушка; *7* — клетки пластинки листа; *8—12* — веточные листья; *13* — верхушка листа; *14* — часть ножки. (Ориг.).

в основании широкая, чаще исчезающая перед срединой листа, нередко двураздельная. Клетки листовой пластинки прозенхиматические, тонкостенные, в середине листа 40—100 μ дл. и 5—7 μ шир., в верушке короче, 20—30 μ дл. и 8 μ шир. Ушки большие, сильно вздутые, клетки их 21—45 μ дл. и 16—20 μ шир., прямоугольно-квадратные, непрозрачные, со слабо пористыми, немного утолщенными стенками. Веточные листья слабо вогнутые, продолговато-овальные, коротко заостренные или тупые, иногда с небольшим острием, только в верхушке тонкопильчатые, с жил-

кой, часто раздвоенной, исчезающей в середине листа или немного выше и вздутыми непрозрачными ушками.

Однодомный [1] — раздельнополый (автеция).

Гинецеи многочисленные, андроцеи единичные. Андроцеи колосковидные, с прямостоящими, овально-ланцетными перигониальными листоч-

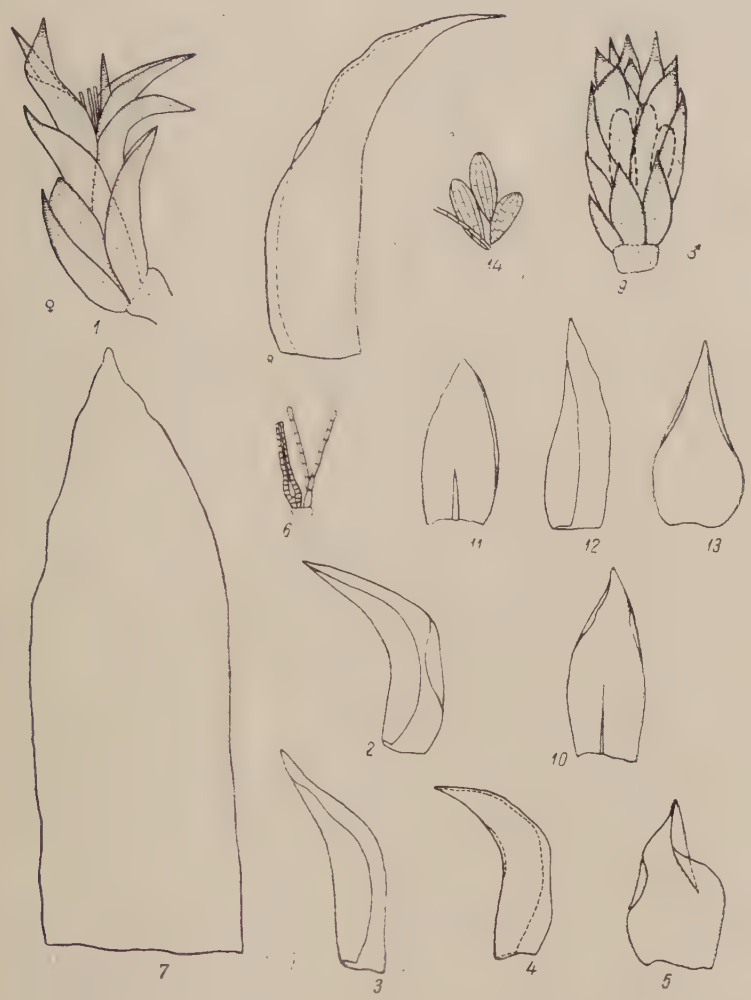


Рис. 9. *Cirriphyllum apiculigerum* (образец Городкова — Урал). *1* — гинецей; *2—5* — перихециальные листья; *6* — архегоний; *7, 8* — перихециальные листья, окружающие ножку; *9* — андроцей; *10—13* — перигониальные листья; *14* — антеридии. (Ориг.).

ками, у которых иногда наблюдается слабо заметная жилка. Внутренние перихециальные листочки оттопыренно отогнутые, цельнокрайние,

[1] Утверждение многих авторов о двудомности *Scl. ornellanum* основывается, вероятно, на том, что андроцеи не всегда удается обнаружить, так как количество их на стебле очень незначительно (единичные); иногда, видимо, они не развиваются вовсе. Малым количеством андроцеев можно объяснить и редкие случаи спороношения у этого однодомного вида.

иногда с едва выступающими углами клеток, яйцевидно-ланцетные, коротко заостренные, без жилки, у зрелого спорогона вытягиваются до овально-ланцетных. Ножка спорогона красная, 2 см дл., нежно бородав-

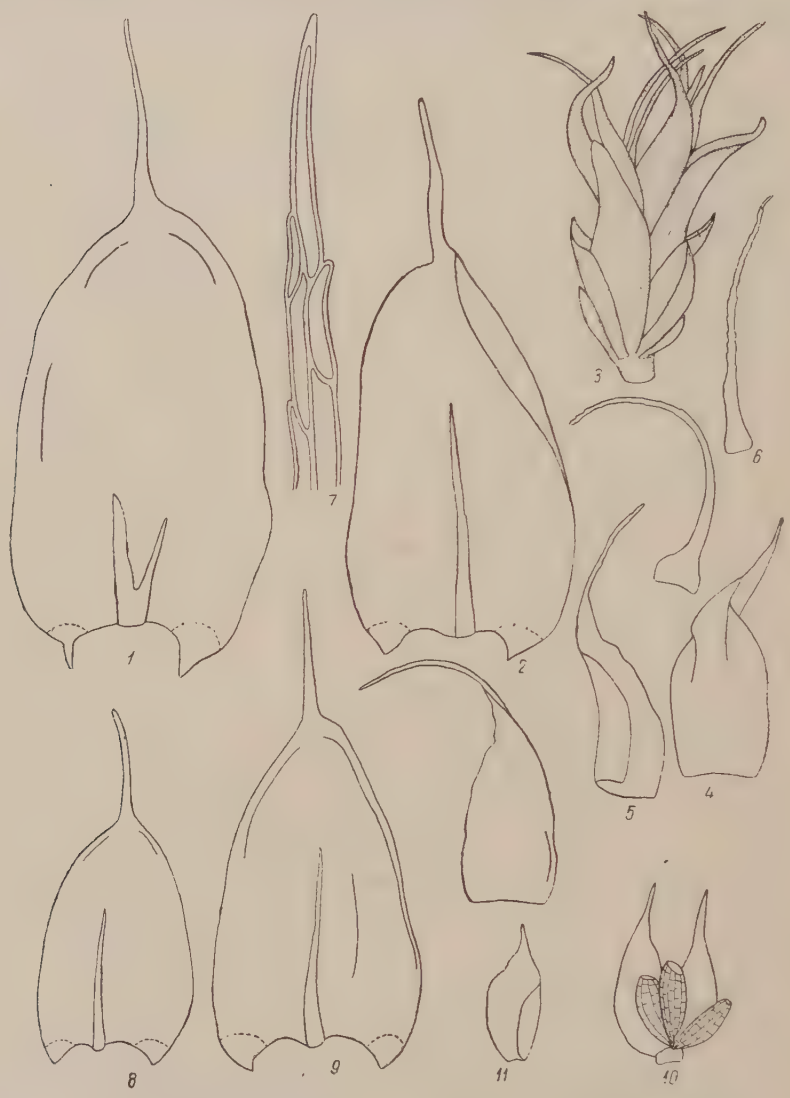


Рис. 10. *Cirriphyllum cirrosum* (*1—7* — образец Сузе — Тироль; *8—11* — образец авторов — Юго-Осетия). *1—2* — стеблевые листья; *3* — гинецей; *4* — наружный перихециальный лист; *5* — средние перихециальные листья; *6* — внутренние перихециальные листья; *7* — верхушка перихециального листа; *8—9* — стеблевые листья; *10* — антеридии; *11* — перигониальный лист. (Ориг.).

чатая по всей длине, сильнее вверху. Коробочка наклоненная до горизонтальной, с ясной шейкой, овальная, сильно выпуклая на спинке, темнобурая; урночка 1—2 мм дл., в устье суженная; клетки экзотеция округло-шестиугольные, толстостенные; устьица в области шейки овальные. Перистом 50—60 μ высоты. Зубцы наружного перистома желтые,

вверху бледнее, узко и бесцветно окаймленные, внизу поперечно штриховатые, вверху папиллозно-зернистые. Внутренний перистом светло-

Рис. 11. *Scleropodium Tourretii* = *Scl. illecebrum* (образец Борнмюллера — остров Тенериф). *1—3* — стеблевые листья; *4* — клетки ушка; *5—7* — веточные листья; *8, 9* — верхушки листа; *10* — клетки ушка веточного листа; *11* — клетки пластинки листа; *12* — гинецей; *13* — наружный перихециальный лист; *14* — верхушка наружного перихециального листа; *15—18* — перихециальные листья; *19, 20* — внутренние перихециальные листья; *21* — верхушка внутреннего перихециального листа. (Ориг.).

желтый; основная перепонка поднимается до половины высоты зубцов наружного; отростки ланцетные, вверху делящиеся, равной длины

с зубцами, нежно папиллозные; реснички тройные с придатками. Колечко не известно. Крышечка конусовидная с коротким носиком (судя по единственному образцу из Юго-Осетии). Споры зеленые, слабо зернистые, 16—24 μ. Созревание летом.

При отнесении нашего вида к роду *Scleropodium* он и в нем занимает обособленное положение, сильно отличаясь от большинства видов, как, например, *Scl. Tourretii* (*Scl. illecebrum*). Эти отличия сводятся к форме листа, форме клеток — у *Scl. Tourretii* клетки более длинные, изогнуто вытянутые, — но наиболее резко отличается *Scl. Tourretii* формой малочисленных прозрачных прямоугольно вытянутых клеток, образующих вздутые ушки (рис. 11).

Все европейские виды рода являются в основном равнинными, и только горный вид *Scl. ornellanum* составляет единственное исключение.

До настоящего времени *Scl. ornellanum* указывается только из пределов Евразии. Для территории Советского Союза известны следующие немногочисленные местонахождения; **Аркт.:** Аркт. Европ.— Кольский п-ов, Губной близ Орлова (Чильман, по Иенсену, Jensen, 1939); восточная часть Малоземельской тундры, долина р. Лабагей-яга (приток Хорей-яга) у сопки М. Лабагей-седе, злаково-разнотравный луг, 8 VIII 1937, со спорог., собр. и опр. Р. Н. Шляков как *Scleropodium ornellanum* Mol.! Аркт. Сиб. — Полярный Урал, верховья р. Войкары, р. Кокпала, кустарник на месте долго лежащего снега, 22 VIII 1926, со спорог., собр. и опр. Б. Н. Городков как *Cirriphyllum apiculigerum* (Lindb.) Broth.; бассейн р. Ляпины, приток р. Сев. Сосвы, верховья р. Хулга, кустарник в верховьях ручья на сев. склоне горы, 22 VIII 1926, со спорог., собр. и опр. Б. Н. Городков как *Cirriphyllum apiculigerum* (Lindb.) Broth.!; в верховьях р. Сыни, Городков (1932); г. Яик-Карт-Тулт в излучине р. Щугора против устья р. Торговой, парковый березово-пихтовый лес с субальпийским разнотравьем, 300 м над ур. м., 14 VIII 1948, собр. В. Куваев, опр. З. Н. Смирнова как *Scleropodium ornellanum* Mol.! **Европ.** ч.: Урал — р. Вишера, камень Ветлан, на обнаженных известняках, 8 IX 1946, собр. К. Н. Игошина, опр. А. и И. Абрамовы. **Кавказ:** Предкавк. — верховья р. Б. Зеленчук, урочище Морг-Сырты по р. Рыбной, северный склон, заросшая каменистая россыпь со злаково-разнотравным лугом из *Festuca varia* и *F. djimilensis*, около 2000 м над ур. м., 12 VIII 1947, собр. И. Х. Блюменталь, опр. А. и И. Абрамовы. Вост. Закавк. — Юго-Осетинская авт. обл., Джавский р-н, верховья р. Б. Лиахвы, урочище Ком-Комме, левый борт Средне-Эрманского ущелья, заросли рододендрона, на почве, 2600 м над ур. м., 22 X 1947, со спорог., собр. И. Абрамов!!; правый борт Верхне-Эрманского ущелья, южный склон горы Фидархох, на почве близ ручья, 2600 м над ур. м., 10 IX 1947, собр. И. Абрамов!! **Зап. Сибирь:** Обск. — Плахино, близ устья р. Енисея, ♀, 22 VII 1876, собр. Арнелль. Алтай — Алтайский Гос. заповедник, бассейн р. Шавлы, кустарниковые тундры с луговидными, 16 VIII 1937, собр. Г. Крепс, опр. Л. И. Савич-Любицкая как *Cirriphyllum apiculigerum* (Lindb.) Broth.!

Для Западной Европы *Scl. ornellanum* известен, по данным Молендо (Molendo, 1865), из Ломбардских Альп: гора Падон у Ливиналлонго, на высоте 2300—2600 м над ур. м., № 95! (сборы Молендо), и из Альгейских Альп с высоты 1570 м, 2140 м над ур. м. (сборы Голлера). Лимприхт (Limpricht, 1904) и Рот (Roth, 1905) повторяют приведенные местонахождения. В свою очередь Аманн и др. (Amann, 1912—1918) указывает этот вид для Швейцарии: Ваад, долина Нант, 1600 м (Кульманн). Позже, в 1933 г., Аманн ссылается уже только на экземпляры, определенные Мейланом по сборам

Гретера из Швейцарии: Обервальд, Видденфельд, на высоте 2350 м. Помимо того, Иенсен (Jensen, 1939) указывает *Scl. ornellanum* для севера Югославии.

На основании всех отмеченных местонахождений дается ареал этого вида (рис. 12).

Тип ареала *Scl. ornellanum* палеарктический горный с арктоальпийской дизъюнкцией. Дизъюнктивный характер распространения этого вида позволяет предполагать его доледниковое расселение в пределах Палеарктики. Ледниковый период внес изменения в арктическую и северо-западную горную часть ареала вида, причем реликтовые очаги сохранились на Уральском хребте и в сибирской Арктике, послужив впоследствии центрами расселения в европейскую Арктику.

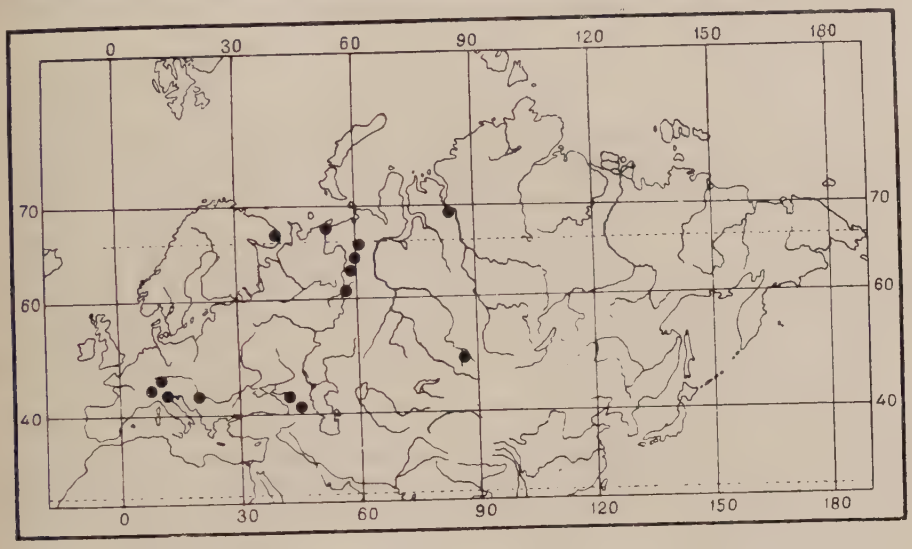


Рис. 12. Ареал *Scleropodium ornellanum* (Mol.) Mol. (Ориг.).

Представление о близко родственных отношениях с *Cirriphyllum piliferum* или *Pseudoscleropodium purum* несомненно затрудняет выяснение флорогенетических связей этого вида. Дело в том, что как в первом, так и во втором случае *Scl. ornellanum* должен пониматься как высокогорный и арктический неоэндем от голарктического равнинного *Pseudoscleropodium purum* или голарктического горно-равнинного *Cirriphyllum piliferum*. В обоих случаях дизъюнктивное распространение этого вида требовало представления о его политопном возникновении или о заносе спорами.

Что касается распространения путем случайного заноса спорами, то этот взгляд, широко распространенный среди многих ботаников, по отношению к мхам давно нуждается в пересмотре. На основании многих биологических особенностей этой группы растений он не выдерживает серьезной критики. В первую очередь остановимся на том, что наиболее широко распространенные виды мхов, и среди них такие, как *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rh. squarrosus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium Schreberi*, *Thuidium abietinum*, *Rhytidium rugosum* и другие, очень редко спороносят. В ряде случаев бывает трудно познакомиться со строением их коробочек из-за отсутствия необходимого гербарного материала и невозможности получить этот материал в природе. Спороношение у других видов очень

редко. К таким мхам, в частности, принадлежит *Scl. ornellanum*, споро носящие экземпляры которого с недавнего времени известны из немногих мест.

Дополнительно можно сослаться на четкую экологическую приуроченность ряда мхов, чем давно уже пользуются в фитоценологических работах, и на доказанную устойчивость географического распространения.

Более вероятным является взгляд на *Scl. ornellanum* как на третичный вид доледникового палеарктического распространения, быть может, заслуживающий в пределах рода *Scleropodium* выделения в особую секцию. Однако это можно сделать лишь при монографической обработке всего рода *Scleropodium*.

Выражаем глубокую признательность проф. Л. И. Савич-Любицкой за просмотр рукописи и ряд ценных указаний.

ЛИТЕРАТУРА

Городков Б. Н. Лиственные мхи (Bryinae) восточного склона Полярного Урала. Тр. Бот. музея АН СССР, вып. XXIV, Л., 1932, стр. 58—59.

Amann J. Flore des Mousses de la Suisse, III. Revision et additions. Matér. Fl. Cryptogam. Suisse, Zürich, 1933, p. 139.

Amann J., Meylan C. A., Culmann P. Flore des Mousses de la Suisse, I—II. Publications de l'Herbier Boissier, Lausanne, 1912—1918, pp. 167, 315.

Brotherus V. F. Musci in Engler und Prantl. «Die natürlich. Pflanzenfam., I, 3, 1909, pp. 1149, 1154.

Brotherus V. F. Musci in Engler und Prantl. «Die natürlich. Pflanzenfam.», Leipzig, Aufl. 2, 11, 1925, p. 369.

Culmann P. Notes bryologiques sur les flores Suisse et Française. Rev. Bryol., Année 31, № 4, 1904, pp. 81—83.

Fleischer M. Die Musci der Flora von Buitenzorg. Leiden, Bd. IV, 1915—1922, pp. XXX, 1136.

Gams H. Kleine Kryptogamenflora von Mitteleuropa, Bd. I, Aufl. III, 1950, p. 158.

Geheeb A. Notes sur quelques mousses rares ou peu connues. IV. Rev. Bryol., Année 4, № 4, 1877, pp. 50—51.

Grout A. J. A Revision of the North American Eurhynchia. Bull. Torr. Bot. Club XXV, 1898, p. 222.

Jensen C. Skand. Bladmossflora. København, 1939, p. 432.

Koch L. F. The Nomenclature of Hypnum illecebrum. Rev. Bryol., № 8, T. XVIII, fasc. 3—4, 1949, pp. 176—178.

Limpricht K. G. Die Laubmoose Deutschl., Österr. u. d. Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Leipzig, Abt. III, 1904, pp. 142, 146, 149.

Lindberg S. O. et Arnell H. W. Musci Asiae Bor. II. Stockholm, 1890, p. 132.

Loeske L. Studien zur vergleichenden Morphologie und phylogenetischen Systematik der Laubmoose. Berlin, 1910, p. 180.

Molendo L. Moos-Studien aus den Algäuer Alpen. Jahresberichte Naturhist. Vereins in Augsburg, XVIII, 1865, pp. 109—110.

Mönkemeyer Wh. Die Laubmoose Europas, Andreaeales—Bryales. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Bd. IV, Leipzig, 1927, pp. 821—822.

Roth G. Die europäischen Laubmoose, Bd. II, Leipzig, 1905, p. 463.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

А. Л. АБРАМОВА и И. И. АБРАМОВ

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ ЮГО-ОСЕТИИ

Юго-Осетинская автономная область расположена в центральной части южного склона Большого Кавказа. Ее территория представляет собой сильно расчлененную горную местность, простирающуюся от северной окраины Горийской равнины до Водораздельного гребня.

В пределах области могут быть выделены следующие растительные пояса: 1) предгорно-лесной — до высоты 900—1000 м над ур. м., 2) горно-лесной — до высоты 1900—2000 м, 3) субальпийский — примерно до 2300 м, 4) альпийский — до 2900—3000 м, 5) субнивальный — до 3300—3400 м над ур. м.

Предгорно-лесной пояс по своему генезису является сильно окультуренной ступенью дубрав (по Ю. Н. Воронову, 1924) или, что то же самое, значительно обезлесенным нижним горно-лесным подпоясом. Видоизмененный растительный покров в настоящее время представлен здесь только отдельными дубовыми рощами из *Quercus iberica*, бóльшая часть территории занята сельскохозяйственными угодьями, зарослями шибляка, грабинниками и остепненной растительностью. Создавшийся особый режим местопроизрастаний, в связи с коренным образом изменившейся растительностью, позволяет выделить предгорья области в особый пояс.

Горно-лесной пояс характеризуется преобладанием буковых лесов. Здесь же встречаются отдельные массивы еловых, елово-пихтовых, буково-пихтовых лесов, участки леса из граба, из каштана и из сосны.

Субальпийский пояс понимается как горный лесо-опушечный, и особенности его растительности связаны с высотным переходом от лесного типа растительности к лугово-кустарниковому. В субальпийском поясе Юго-Осетии широко распространены субальпийские березняки, местами встречаются кленовники из *Acer Trautvetteri*, буковое криволесье, дубняки из *Quercus macranthera*, субальпийские злаково-разнотравные луга, чаще с господством вейника *Calamagrostis arundinacea*, и заросли высокотравья.

В альпийском поясе преобладает луговая растительность, представленная злаковыми, злаково-разнотравными и разнотравными альпийскими лугами, которые в верхней части пояса сменяются альпийскими коврами. Однако здесь же распространены рододендровые верещатники из *Rhododendron caucasicum*, и из субальпийского пояса местами по склонам высоко поднимаются субальпийские березняки. Довольно часто кавказский рододендрон растет под пологом березы в субальпий-

ском поясе, где в таком случае создаются совершенно особые условия произрастания для других растений.

Субнивальный пояс отличается отсутствием сомкнутого растительного покрова и наличием фрагментарных участков травяно-кустарничковой растительности, по своему типу приближающейся к альпийским коврам. В этом поясе, как и в альпийском, особенно широко распространены осыпи, оползневые обнажения, незадерненные вулканические покровы, растрескавшиеся на глыбовые отдельности. Здесь же встречаются многочисленные скалы из кристаллических и сланцевых пород. Благодаря этому создаются своеобразные условия для роста растений.

Картина растительного покрова Юго-Осетии усложняется в связи с тем, что часть Джавского района находится в пределах западного Закавказья. Своеобразие растительности обнаруживается здесь в первую очередь в горно-лесном поясе благодаря развитию вечнозеленого подлеска. Однако колхидское влияние сказывается на флоре всей Юго-Осетии.

Почвенный покров области характеризуется развитием горно-луговых альпийских и субальпийских почв в высокогорьях и буроземов в горно-лесном поясе. В предгорьях отмечены коричневые почвы и черноземовидные разности. Почвы преимущественно развиты на сланцевых породах с преобладанием мергелистых сланцев, на известняках и песчаниках. Небольшие выходы магматических пород обнаружены преимущественно в предгорьях как результат излияний трещинного типа и в виде локализированных конусов. Массовое образование лавовых покровов имеет место в высокогорьях центральной части Юго-Осетии. Здесь в результате позднетретичной и постплиоценовой вулканической деятельности сформировалось совершенно своеобразное Кельское вулканическое нагорье, языками лавовых потоков связанное с верховьями долин рек Большой и Малой Лиахвы и Ксанки.

В Юго-Осетии наблюдается большое богатство разнообразных по составу минеральных источников, и среди них особую роль играют выходы известковых вод, что, наряду с ключевыми болотами, создает специфические местообитания для мхов.

После такого краткого очерка природных условий, необходимость которого вызвана приуроченностью печеночных мхов главным образом к оформленному почвенно-растительному покрову, можно непосредственно перейти к вопросу о печеночных мхах Юго-Осетии.

Юго-Осетинская автономная область в настоящее время лучше исследована в отношении высших споровых и цветковых растений, состав же флоры и распространение листостебельных и, особенно, печеночных мхов еще остаются весьма недостаточно изученными. Эти замечания в первую очередь относятся к предгорьям и к горно-лесному поясу, потому что высокогорья центральной части подверглись более детальному обследованию.

Первые местонахождения печеночных мхов из Юго-Осетии приводятся Бротерусом (Brotherus, 1893). Всего им указывается 13 видов. В 1923 г. сборы споровых растений на территории области производились Ю. Н. Вороновым. Однако в литературе отсутствуют какие-либо сведения о печеночных мхах его сборов. Более поздние указания имеются в работе Н. А. и Е. А. Буш (1936), они ограничиваются единичными видами. Несколько видов печеночников из окрестностей Юго-Осетинского стационара определены О. Ф. Газе и находятся в гербарии стационара. Всего по сборам Н. А. и Е. А. Буш для Юго-Осетии известно 6 печеночных мхов. Таким образом, данные о флоре печеночных мхов

области, сообщаемые здесь, основываются прежде всего на личных сборах, производившихся нами в 1937, 1938 и в 1946, 1947 гг.

В настоящее время печеночных мхов для Юго-Осетии насчитывается 52 вида, в том числе 46 видов обнаружено в наших сборах. Из них 36 видов впервые указываются для Юго-Осетии, а 7 видов — и для всего Кавказа, потому что *Lophozia Hatcheri* (Evans) Steph., имеющаяся в гербарии Юго-Осетинского стационара, повидимому, нигде еще для Кавказа не приводится.

Распределение печеночных мхов по районам и растительным поясам Юго-Осетии приводится в табл. 1.

Таблица 1

№№ п.п.	Названия семейств	Районы					Пояса				
		Джавский		Знаурский	Сталинирский	Ленинторский	предгорно-лесной (до 900—1000 м)	горно-лесной (до 1900—2000 м)	субальпийский (до 2300 м)	альпийский (до 2900—3000 м)	субнивальный (до 3300—3400 м)
		Зап.-Зак.	Вост.-Зак.								
1	*Ricciaceae*	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—
2	*Marchantiaceae*	2	4	—	—	2	—	2	3	3	2
3	*Metzgeriaceae*	—	3	—	1	—	1	3	1	—	—
4	*Fossombroniaceae*	—	2	—	—	—	—	1	2	1	—
5	*Lophoziaceae*	2	20	—	2	1	2	4	12	13	2
6	*Scapaniaceae*	3	1	—	—	—	—	—	—	2	2
7	*Ptilidiaceae*	—	3	—	—	—	—	—	2	3	—
8	*Harpanthaceae*	—	2	—	1	1	1	1	2	2	1
9	*Cephaloziaceae*	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—
10	*Calypogeiaceae*	—	2	—	—	—	—	—	—	2	—
11	*Lepidoziaceae*	—	1	—	—	—	—	—	1	1	—
12	*Radulaceae*	—	2	—	1	—	1	1	2	1	—
13	*Porellaceae*	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—
14	*Frullaniaceae*	2	1	—	1	—	1	3	1	—	—
15	*Lejeuniaceae*	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—
		10	45	—	6	4	6	17	28	29	7

Из приведенной таблицы видно, что наиболее исследована флора печеночных мхов центральной части Юго-Осетии, т. е. по существу восточная часть Джавского района вдоль долины р. Большой Лиахвы. Во всех районах более разнообразным оказался видовой состав печеночников субальпийского и альпийского поясов. Такое соотношение, с одной стороны, является отражением степени изученности, но, с другой стороны, повидимому, правильно отражает обеднение флоры печеночных мхов в более засушливых предгорьях и в субнивальном поясе. Видовой состав горно-лесного пояса учтен далеко не полностью, однако и при дальнейшем изучении флора этого пояса может оказаться не богаче субальпийской и альпийской флор, так как высокогорьям свойственно большое разнообразие местообитаний. Разнообразию же местообитаний обычно соответствует богатство поясных флор.

Характеристику экологических особенностей печеночных мхов Юго-Осетии дает табл. 2.

В приведенной таблице проценты вычислены от числа растений, найденных в пределах каждого отдельного пояса.

Таблица 2

Пояса	Гигрофиты	Мезофиты	Ксерофиты
Предгорно-лесной . .	—	50%	50%
Горно-лесной	6.3%	56.2	37.5
Субальпийский . . .	11.1	55.6	33.3
Альпийский	10.3	55.2	34.5
Субнивальный . . .	14.3	57.1	28.6
По Юго-Осетии	13.7%	54.9%	31.4%

Следует отметить, что в связи со слабой изученностью флоры печеночных мхов приведенные цифры не являются достаточно характерными.

Более показательны данные о распределении печеночных мхов внутри растительных поясов (табл. 3).

Таблица 3

Пояса	Леса			Рододендровые вересатники	Луга	Скально-осыпная растительность
	на стволах	на камнях	на почве			
Предгорно-лесной	—	57.1%	28.6%	—	14.3%	—
Горно-лесной	15.8%	36.8	26.3	5.3%	5.3	10.5%
Субальпийский	2.9	28.6	28.6	11.4	8.5	20.0
Альпийский	—	12.8	25.6	25.6	5.2	30.8
Субнивальный	—	—	—	—	12.5	87.5

Проценты вычислены от числа видов, отмеченных на всех местообитаниях каждого пояса.

Прежде чем перейти к рассмотрению ареалов печеночных мхов Юго-Осетии и их генетических связей, следует остановиться на вопросе о видовом составе флоры печеночников Кавказа. По литературным сведениям, дополненным нашими материалами, для Кавказа теперь известно 132 вида печеночных мхов. После работы Бротеруса данные об их видовом составе никем не обобщались, поэтому перед списком печеночных мхов Юго-Осетии для целей сопоставления дается перечень всех видов печеночных мхов Кавказа, который, однако, является только предварительным. Все виды, отмеченные для Кавказа Бротерусом (Brotherus, 1893), приводятся без ссылки на его работу. После названия видов печеночных мхов, произрастание которых на Кавказе установлено позже Бротеруса, указываются работы, в которых они приводятся, преимущественно те, где они отмечены впервые.

Приведенный список, несмотря на то что в состав его не включены некоторые виды, показавшиеся сомнительными, не является критическим и совершенно не претендует на полноту.

Итак, из 132 видов печеночных мхов, известных для Кавказа, 52 вида — или 39.4% — произрастают в Юго-Осетии, занимающей площадь в 3.9 тысячи км². Одно это сопоставление совершенно отчетливо показывает недостаточную изученность всей этой группы растений на Кавказе.

При самом общем знакомстве с ареалами печеночных мхов юго-осетинской флоры легко обнаруживается, что все они относятся к видам, широко распространенным на земном шаре. Среди них не удалось выявить ни одного вида, эндемичного для Кавказа, так же как не были обнаружены и виды средиземноморской и переднеазиатской приуроченности.

В прямой связи с этим следует отметить, что еще К. Мюллер (Müller, 1912—1916), выделяя кавказские виды печеночных мхов, подверг большому сомнению реальность существования такой географически обособленной группы растений. Он считал, что даже те виды, которые описаны с Кавказа, как то: *Fimbriaria caucasica* Steph., *Aplozia Levieri* (Steph.) K. Müll., *Porella caucasica* Steph., не являются кавказскими эндемами и в последующие годы будут обнаружены в пределах Европы. По его мнению, близко родственные связи их с голарктической флорой позволяют предполагать, что это только формы еще не установленных среднеевропейских видов.

Однако до последнего времени поставленный вопрос не получил своего решения в дальнейших исследованиях. Печеночные мхи с кавказскими ареалами попрежнему остаются представленными очень небольшой группой, по существу, все тех же упомянутых видов, с добавлением *Frullania caucasica* Steph. и *Anthoceros caucasicus* Steph. Вместе с тем не обнаружены и предполагаемые Мюллером исходные среднеевропейские виды.

При более подробном изучении юго-осетинских печеночников выясняются трудности классификации их ареалов, поскольку все они в основном голарктического характера. Особенно затруднительным оказывается подразделение видов с голарктическими лесными ареалами, как это принято в отношении других групп растений, на виды таежных и дубравных комплексов. Одновременно не меньшие трудности связаны с разграничением их от видов, казалось бы, нелесного происхождения.

В то же время нет никаких сомнений в том, что вся эта группа видов генетически неоднородна. Вот почему, повидимому, следует отказаться от попыток деления голарктических лесных видов печеночников на бореальные и неморальные и положить иные принципы в основу их классификации.

Для решения этого вопроса имеет смысл познакомиться с некоторыми соображениями, высказанными Ф. Стефани (Stephani, 1903), о генетических отличиях внутри преобладающей группы видов европейских печеночных мхов. Стефани обратил внимание, с одной стороны, на цифровые соотношения видового состава внутри отдельных родов европейской флоры печеночных мхов, а с другой стороны — на географическое распространение видов этих родов. При этом он установил, что полиморфные роды европейской флоры преимущественно содержат виды очень мелких растений приземного образа жизни, голарктической приуроченности и, повидимому, голарктического же происхождения. Сходную группу отчасти тех же видов или родов составляют печеночники антарктической части южного полушария.

Моно- и олиготипные роды европейской флоры, такие, как *Trichocolea*, *Chandonanthus*, *Plagiochila*, *Lepidozia*, *Calypogeia*, *Chiloscyphus*, *Radula*, *Frullania*, *Jubula* и *Lejeunia*, характеризуются несомненным тропическим родством, что подтверждается высоким родовым полиморфизмом их в тропиках Азии и Америки. Благодаря этому они чужды европейской флоре и в наших условиях могут рассматриваться как реликтовые виды родов, в прежние эпохи представленных большим видовым богатством.

Мюллер (Müller, 1916) в своем предварительном сообщении в основном подтвердил соображения, развитые Стефани, и предложил первую группу видов относить к голарктическому элементу, вторую же рассматривать как тропический элемент в европейской флоре мхов. Эти положения он развил и уточнил в заключительной части своего двухтомного труда (1906—1911; 1912—1916), посвященного флоре печеночных мхов в основном Германии, Австрии и Швейцарии.

Таким образом, под тропическим элементом европейской флоры печеночников Мюллер предлагает понимать виды, генетически связанные с палеотропическим и неотропическим элементами. Эти виды представляют собой остатки раннетретичной европейской флоры, вымершей в результате послемиоценового изменения климата Европы. В настоящее время некоторые из них, будучи самыми обычными среднеевропейскими видами, восстановили свой голарктический ареал и заходят далеко на север. Так, по Арнеллю (Arnell, 1913), *Lejeunia cavifolia* и *Frullania dilatata*, не являясь единичными исключениями, встречаются в Сибири до 72° северной широты, но по мере продвижения на север резко убывают обилие и встречаемость таких видов.

Большая насыщенность тропическим элементом азиатской и североамериканской флор объясняется более глубокими, ныне существующими связями с тропическими зонами, чего лишена Европа. Обогащение этих флор частично происходило за счет вторичных миграций, отчасти же является результатом меньших масштабов оледенения.

Изучение юго-осетинской флоры печеночных мхов в свете имеющихся к настоящему времени сведений об их распространении и, что особенно существенно, с позиций современных представлений советской науки об истории флор земного шара требует известного критического отношения к взглядам Стефани—Мюллера. Вместе с тем трудно не согласиться с реликтовостью той группы видов печеночных мхов, которую Мюллер называет тропическим элементом европейской флоры, несмотря на широкое голарктическое распространение некоторых из них. Доказательствами древности этой группы видов, их в основном дотретичного возраста, помимо рассмотренных, могут служить, во-первых, палеоботанические данные, свидетельствующие о значительно большем видовом богатстве подпорядка *Jubuleae* в олигоцене Европы: ископаемые остатки обнаруживают если не полную тождественность, то значительную близость современных печеночных мхов к видам того периода; во-вторых, наличие викарных видов в системе именно этих же родов флоры Европы и Северной Америки служит не менее убедительным доказательством, поскольку меньшая пластичность печеночных мхов все же является реальным фактом.

Даже определяя эти виды как растения олигоценового возраста, вероятнее дотретичного, их следует относить к полтавской флоре Европы и соответственно рассматривать как реликты полтавской флоры. Единичные представители этой группы растений встречались и в области развития тургайской флоры. Такая точка зрения тем более обоснованна,

что многие из указанных видов не имеют тропического ареала, а лишь обнаруживают родственные и только иногда близко родственные тропические связи.

Касаясь другой, значительно большей в видовом отношении группы печеночных мхов европейской флоры, можно утверждать ее арктотретичное происхождение. Сюда относятся роды *Scapania*, *Lophozia* s. lat., *Cesia*, *Marsupella*, *Sphenolobus* и другие. Происходящий пересмотр объема отдельных родов не затрагивает их географической сущности: все они характеризуются голарктической и только некоторые — биполярной приуроченностью.

Еще Гюбенер (Hübener, 1834) отмечал значительную общность видового состава печеночных мхов Европы и Северной Америки. Дальнейшие исследования только подтвердили и расширили представления об однородности этой группы видов на всем протяжении Голарктики. Достаточно сказать, что, по Мюллеру (Müller, 1912—1916), 82.1% американских видов этих печеночников встречаются в Европе и 85.5% европейских видов — в Северной Америке, в том числе на 56% общими оказываются виды рода *Lophozia*, на 60% — виды рода *Marsupella*, на 45% — виды рода *Scapania*. В то же время в среднем только 14.3% американских видов родов *Lejeunia*, *Frullania*, *Plagiochila* и *Radula* встречаются в Европе и 30% европейских видов тех же родов — в Северной Америке.

Недостаточная изученность моховой флоры значительной территории Азии определяет несколько преувеличенное представление о количестве видов с европейско-североамериканскими дизъюнкциями в распространении и именно среди этой группы печеночных мхов. Как показывает история исследования, количество видов с такими ареалами со временем уменьшается, однако этим не отрицается существование замещающих видов азиатской приуроченности по отношению к европейским и североамериканским видам мхов.

Это обстоятельство представляется весьма существенным при определении возраста печеночных мхов арктотретичного происхождения. Общность этих видов для всей Голарктики при биполярном распространении некоторых видов свидетельствует о том, что эта флора в основных своих чертах сформировалась в условиях активного обмена видами между континентами северного полушария и при наличии флористических связей Северной Америки с Антарктикой.

В связи с этим следует отметить, что, в противоположность обычному мнению, возможность широкого распространения печеночных мхов путем заноса спор большинством специалистов-гепатикологов оспаривается, а Стефани (Stephani, 1903) совершенно отрицается. Во всяком случае считается, что возможностей расселения у печеночных мхов не больше, чем у покрытосеменных растений, а скорее даже меньше, хотя бы ввиду ограниченного спороношения у многих из них и произрастания в условиях, где перенос спор ветром затруднителен.

Только Домин (Domin, 1923), который в основном занимался ареалогическим изучением печеночных мхов, допускает широкий занос печеночников. Однако он оговаривается, что такие возможности значительно ограничиваются экологическими и конкурентными условиями и в настоящее время в пределах умеренной зоны имеют особое значение только при заселении обнажений и местообитаний с сильно нарушенным растительным покровом. В то же время, по его мнению, такой способ распространения в прежние эпохи с более благоприятными общеклиматическими условиями определял космополитное произрастание очень многих видов.

Анализ современной флоры печеночных мхов земного шара убедил его в чрезвычайно ограниченном числе космополитных видов ее состава. Согласно произведенным подсчетам, из 6898 видов мировой флоры только 14 видов, или 0.2%, действительно относятся к космополитным растениям.

Этот вопрос имеет известное отношение к вопросу об объеме вида у печеночных мхов в связи с чисто географическими соображениями. Не вдаваясь в подробности, отметим две основные точки зрения.

К. Мюллер принципиально стоял на позиции широкого понимания объема видов у печеночных мхов, хотя при установлении видов иногда отступал от этого правила. Отсюда вытекают его взгляды в вопросах эндемизма, в частности, сомнения в кавказском эндемизме и вообще в горном голарктическом эндемизме, который вначале им полностью отрицался, наряду с отрицанием понтических ареалов у печеночных мхов.

Впоследствии горный (альпийский) эндемизм понимался им как третичный реликтовый. В результате своих теоретических соображений он приходит к общему выводу, что, повидимому, европейские виды печеночных мхов со времени оледенения потеряли способность к видообразованию и поэтому существующая флора Европы состоит из обедненной доледниковой с относительно немногими реликтами раннетретичной флоры.

Стефани (Stephani, 1900—1924) при выделении видов исходил из более мелких признаков, опираясь во многих случаях на географическую обособленность.

Домин, возражая против ряда положений Мюллера, исходил из того, что большое количество форм почти у каждого вида печеночных мхов, вероятно, является исходным моментом будущего видообразования. В этом отношении он не соглашается со взглядами Мюллера, по которым повторяемость однотипных форм у одного и того же вида на разных континентах говорит против видовой самостоятельности этих морфологических отклонений.

Вместе с тем и Домин признавал замедленные темпы видообразования в позднетретичное и четвертичное время у этой древней группы организмов. Так, он говорит, что должно пройти длительное время, прежде чем голарктическая флора печеночных мхов — как потомок тропической третичной флоры, в известной степени «оцепеневшей» вследствие неблагоприятных жизненных условий, — будет в состоянии образовать новую в результате дальнейшего развития видов.

В работах последнего времени М. Фульфорд (Fulford, 1951), на основании анализа современного географического распространения ряда семейств печеночных мхов, с учетом их ископаемых местонахождений, подтверждает представление о древности этих организмов и об их относительно малой пластичности. Наряду с этим отмечается известная устойчивость самих местообитаний, к которым приурочены некоторые виды печеночников, особенно в микроклиматическом отношении.

В общем следует особо подчеркнуть известную дочетвертичную реликтовость флоры печеночных мхов Юго-Осетии и всей Голарктики, ее в основном сохранившийся арктотретичный характер, чем она существенно отличается от флоры покрытосеменных растений. Это, повидимому, связано и с их разным геологическим возрастом.

Одновременно с этим можно опровергнуть взгляд о широком, в основе своей случайном перераспределении видов, в частности печеночных мхов, за историческое время. Широкие ареалы печеночных мхов представляют собой вполне закономерное явление, позволяющее раскрыть

глубокие ботанико-географические связи, поскольку в их распространении хорошо обнаруживается картина отдаленного прошлого. Нельзя отрицать явление заноса спор, но не оно определяет географию мхов.

Неразрывное единство организма и условий произрастания как основное положение мичуринской биологии определяет современное понимание этого вопроса, и оно должно быть положено в основу любых ботанико-географических соображений. Мичуринская биология никогда не отрицала своеобразия каждой группы организмов в их связях с условиями жизни, получающих свое наглядное выражение в наследственных изменениях. Поэтому, как правильно отметил В. Ф. Купревич (1951), многолетний опыт показывает обоснованность разного объема вида в разных группах растительного мира. Такое решение подсказывается самой природой.

Вполне естественно, что при дальнейшем изучении ряда видов печеночных мхов обнаружится их сборный характер. При изучении региональных флор должна наметиться видовая обособленность некоторых, казалось бы, более мелких таксономических единиц, как и весьма вероятная разновозрастность местного эндемизма.

В связи с этим приведенные положения могут послужить основой для выделения элементов юго-осетинской флоры печеночных мхов и определения их типовых ареалов.

На основании имеющихся сведений о печеночных мхах Юго-Осетии и о распространении этих видов в пределах земного шара их распределение по типам ареалов в составе поясных флор и в составе флоры всей области приведено в табл. 4 и 5.

Таблица 4

Пояса	Арктическо-голарктический горный тип ареала	Голарктическо-арктический тип ареала	Голарктический лесной тип ареала	Голарктический субтропический лесной тип ареала	Голарктический тропический лесной тип ареала
Предгорно-лесной	—	1—16.7%	3—49.9%	—	1—16.7%
Горно-лесной	—	1— 5.9	7—41.2	3—17.6%	1— 5.9
Субальпийский	4—14.3%	2— 7.1	13—46.4	1— 3.6	2— 7.1
Альпийский	8—27.6	1— 3.4	12—41.4	—	2— 6.9
Субнивальный	4—57.1	—	2—28.6	—	—
По Юго-Осетии	12—23.1%	2— 3.8%	21—40.4%	3— 5.8%	2— 3.8%

Для поясов проценты указаны от состава поясных флор, а для Юго-Осетии — от всей флоры печеночных мхов области.

Несмотря на отмечавшуюся уже неполноту данных, некоторые особенности распределения печеночных мхов в таблицах выступают довольно отчетливо. Так, ведущую роль среди печеночников играют голарктические виды с преобладанием голарктических лесных видов. Голарктические лесные виды по высотному профилю Юго-Осетии распределены равномерно, и даже в субнивальном поясе не обнаруживается слишком резкого процентного уменьшения их.

В высокогорьях значительно увеличивается процент участия арктоальпийских видов и в их числе *Cesia corallioides*, *Lophozia ventricosa*,

Таблица 5

Пояса	Европейско-северо-американский арктический горный тип ареала	Южнопалеарктический горный тип ареала	Палеарктическо-субтропический лесной тип ареала	Восточно-палеотропический тип ареала	Биполярный (голарктическо-горно-антарктический) тип ареала	Космополитный тип ареала
Предгорно-лесной	—	—	1—16.7%	—	—	—
Горно-лесной	—	—	1— 5.9	1—5.9%	—	3—17.6%
Субальпийский	—	1—3.6%	1— 3.6	—	3—10.7%	1— 3.6
Альпийский	2—6.9%	—	—	—	3—10.4	1— 3.4
Субнивальный	—	—	—	—	—	1—14.3
По Юго-Осетии	2—3.8%	1—1.9%	1— 1.9%	1—1.9%	4— 7.8%	3— 5.8%

L. heterocolpos, *L. badensis*, *Diplophyllum taxifolium*, *Anthelia Juratzkana*. Участие видов с субтропическими и тропическими связями заметно уменьшается с высотой, хотя только *Jubula javanica* имеет восточно-палеотропический ареал, а другие более широко представлены в Голарктике.

Биполярные виды с голарктическо-горно-антарктическими ареалами встречаются в субальпийском и альпийском поясах. Из них для Юго-Осетии указываются: *Cesia concinnata*, *Sphenolobus minutus*, *Lophozia Hatcheri*, *L. Floerkei*. Здесь же найдены такие космополитные виды, как *Reboulia hemisphaerica*, *Metzgeria conjugata*, *Marchantia polymorpha*, но они обнаруживают другую поясную приуроченность, встречаясь главным образом в горно-лесном поясе.

Если исходить из современных ареалов, то среди печеночных мхов Юго-Осетии можно наметить следующие элементы флор: аркто-альпийский, горный, бореальный, палеотропический, космополитный. Однако в таком случае, в целях однотипности выделения элементов флор у печеночных мхов и покрытосеменных растений, искажалась бы история формирования этих генетически далеких групп растительного мира. Вот почему здесь необходимо учесть ранее высказанные соображения и попытаться отразить их в понимании и в названиях элементов флоры печеночных мхов. Поскольку в своей основе печеночники Юго-Осетии являются реликтовыми организмами, элементы их флоры, повидимому, можно наметить в следующем объеме: 1) аркто-альпийский древний, вероятно сформировавшийся преимущественно из горно-третичных видов (в настоящее время из видов арктическо-голарктического горного ареала трудно выделить виды горного происхождения); 2) древний горный — третичного возраста; 3) лесной аркто-третичного (тургайского) происхождения — третичного возраста; 4) лесной полтавских корней дотретичного возраста; 5) палеотропический; 6) древнекосмополитный. Из приведенных космополитных видов только *Marchantia polymorpha* рассматривается как вид, недавно широко распространившийся из Голарктики.

Распределение элементов флоры по растительным поясам Юго-Осетии дается в табл. 6.

Таким образом, в составе флоры печеночных мхов Юго-Осетии преобладают лесной аркто-третичный элемент и аркто-альпийский древний,

Таблица 6

Пояса	Аркто-альпийский древний элемент	Древний горный элемент	Лесной аркто-третичный элемент	Лесной полтавский элемент	Палеотропический элемент	Древнекосмополитный элемент
Предгорно-лесной	—	—	3—50%	3—50%	—	—
Горно-лесной	—	—	7—41.2	6—35.3	1—5.9%	3—17.6%
Субальпийский	7—25.0%	1—3.6%	14—50.0	5—17.8	—	1— 3.6
Альпийский	13—44.8	—	12—41.4	3—10.4	—	1— 3.4
Субнивальный	4—57.1	—	—	2—28.6	—	1—14.3
По Юго-Осетии	18—34.6%	1—1.9%	21—40.4%	8—15.4%	1—1.9%	3—5.8%

менее представлены реликты полтавской флоры. Что касается их поясного распределения, то аркто-альпийские виды приурочены к высокогорьям и от субальпийского к субнивальному поясу процент их значительно возрастает. Лесные виды аркто-третичного происхождения распределены по склону равномерно, но в субнивальный пояс не заходят. Реликты полтавской флоры приурочены к нижним горным поясам, их видовое разнообразие уменьшается с высотой. Возрастание процента участия их в субнивальной флоре, повидимому, носит случайный характер, хотя находит аналогию в проникновении видов этой группы далеко на север и даже местами за полярный круг.

Опыт флорогенетического анализа видового состава юго-осетинских печеночных мхов основывается на изучении относительно небольшого материала, поэтому выводы нуждаются еще в дальнейшем обосновании. Во всяком случае, уже сейчас можно предполагать, что для понимания развития флоры печеночных мхов Юго-Осетии нет необходимости признавать позднетретичные и особенно ледниковые миграции этих растений. Аркто-третичные виды, повидимому, задолго до этого входили уже в состав горных поясных флор Кавказа.

Большую помощь в работе советами и просмотром некоторых определений оказала нам Л. И. Савич-Любицкая, которой мы выражаем здесь глубокую признательность. Одновременно мы считаем своей обязанностью поблагодарить В. П. Савича за разрешение пользоваться его библиографической картотекой по флоре мхов Советского Союза и А. А. Корчагина за просмотр рукописи и ряд ценных указаний.

СПИСОК ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ КАВКАЗА

Ricciaceae: *Riccia arvensis* Austin, *R. sorocarpa* Bischoff, *R. fluitans* L. (Савич и Ладыженская, 1936), *R. Beckeriana* Steph. (Воронов, 1914), *Ricciocarpus natans* (L.) Corda (Воронов, 1914), *R. velutinus* (Ладыженская, 1945).

Marchantiaceae: *Clevea hyalina* (Somm.) Lindb., *C. suecica* (Lindb.) Lindb., *Plagiochasma rupestre* (Forster) Steph., *Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi, *Grimaldia dichotoma* Raddi, *G. fragrans* (Balbis) Corda, *Fimbriaria*

caucasica Steph. (Stephani, 1900), *Conocephalum conicum* (L.) Dum., *Lunularia cruciata* (L.) Dum. (Ладыженская, 1940), *Preissia quadrata* (Scop.) Nees, *Marchantia polymorpha* L., *M. paleacea* Bertol.

Metzgeriaceae: *Metzgeria pubescens* (Schrank) Raddi, *M. conjugata* Lindb., *M. furcata* (L.) Dum., *Riccardia pinguis* (L.) Gray, *R. sinuata* Trev., *R. latifrons* Lindb. (Воронов, 1914), *R. palmata* (Hedw.) Carruth.

Fossombroniaceae: *Moerchia Blyttii* (Moerch) Brockm. (Ладыженская, 1940), *M. Flotowiana* (Nees) Schiffn. (по нашим данным), *Pellia epiphylla* (L.) Lindb., *P. Fabbroniana* Raddi, *Blasia pusilla* L.

Lophoziaceae: *Cesia concinnata* (Lightf.) Gray, *C. corallioides* (Nees) Carruth., *C. obtusa* Lindb., *Marsupella Funcki* (Web. et Mohr) Dum., *M. emarginata* (Ehrh.) Dum., *M. Sullivanti* (De Not.) Evans (Müller, 1906—1911), *M. sphacelata* (Gies.) Lindb., *Southbya stillicidiorum* (Raddi) Lindb. (Ладыженская, 1948), *Nardia scalaris* (Schrad.) Gray (по нашим данным), *N. compressa* (Hook.) Gray, *N. geoscypha* (De Not.) Lindb., *Eucalyx obovatus* (Nees) Breidl. (Воронов, 1914), *E. hyalinus* (Lyell) Breidl. (Воронов, 1914), *Aplozia crenulata* (Sm.) Dum. и var. *gracillima* (Sm.) Hook., *A. sphaerocarpa* (Hook.) Dum., *A. Levieri* (Steph.) K. Müll., *A. cordifolia* (Hook.) Dum., *A. riparia* (Tayl.) Dum., *A. lanceolata* (Schrad.) Dum., *Jamesoniella autumnalis* (DC.) Steph., *Sphenolobus minutus* (Crantz) Steph., *S. Michauxii* (Weber) Steph., *S. exsectiformis* (Breidl.) Steph. (Müller, 1906—1911), *S. exsectus* (Schmid.) Steph., *Lophozia Hatcheri* (Evans) Steph. (по нашим данным), *L. lycopodioides* (Wallr.) Cogniaux, *L. quinquedentata* (Huds.) Cogniaux, *L. Floerkei* (Web. et Mohr) Schiffn., *L. quadriloba* (Lindb.) Evans (по нашим данным), *L. barbata* (Schmid.) Dum., *L. ventricosa* (Dicks.) Dum., *L. porphyroleuca* (Nees) Schiffn., *L. alpestris* (Hook.) Steph. (Воронов, 1914), *L. excisa* (Dicks.) Dum. (Stephani, 1906), *L. incisa* (Schrad.) Dum., *L. Mülleri* (Nees) Dum., *L. Hornschuchiana* (Nees) Macoun (Воронов, 1914), *L. heterocolpos* (Thed.) Howe (по нашим данным), *L. badensis* (Gottsche) Schiffn. (по нашим данным), *L. turbinata* (Raddi) Steph., *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dum., *Plagiochila asplenioides* (L.) Dum., *Pedinophyllum interruptum* (Nees) Lindb.

Scapaniaceae: *Diplophyllum albicans* (L.) Dum., *D. taxifolium* (Wahlenb.) Dum., *Scapania apiculata* Spruce (Воронов, 1914), *S. irrigua* (Nees) Dum., *S. undulata* Dum., *S. subalpina* (Nees) Dum., *S. cuspiduligera* (Nees) Müller (Савич и Ладыженская, 1936), *S. aequiloba* Nees, *S. calcicola* (Arn. et Persson) Ingham (Stephani, 1909—1912), *S. verrucosa* Heeg (Савич и Ладыженская, 1936), *S. aspera* Bern., *S. nemorosa* Dum., *S. compacta* (Roth) Dum., *S. Kaurinii* Ryan (Stephani, 1909—1912).

Ptilidiaceae: *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum., *Anthelia Juratzkana* (Limpr.) Spruce (по нашим данным), *A. julacea* (L.) Dum., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, *P. pulcherrimum* (Web.) Hampe, *Trichocolea tomentella* (Ehrh.) Dum. (Савич-Любицкая, 1947).

Harpanthaceae: *Harpanthus scutatus* (Web. et Mohr) Spruce, *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda, *Ch. pallescens* (Ehrh.) Dum., *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum., *L. minor* Nees.

Cephaloziaceae: *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum., *C. connivens* (Dicks.) Spruce, *C. reclusa* (Tayl.) Dum. (Müller, 1912—1916), *Nowelia curvifolia* (Dicks.) Mitt.

Cephaloziellaceae: *Cephaloziella divaricata* (Franc.) Schiffn., *C. grimsulana* (Jack) K. Mull. (Müller, 1912—1916).

Calypogeiaceae: *Calypogeia trichomanis* (L.) Corda, *C. Neesiana* (Mass. et Carest.) Müll. (по нашим данным), *C. fissa* (L.) Raddi.

Lepidoziaceae: *Lepidozia reptans* (L.) Dum., *Bazzania trilobata* (L.) Gray (Воронов, 1914), *B. tricrenata* (Wahlenb.) Trev.

Radulaceae: *Radula complanata* (L.) Dum., *R. Lindbergiana* Gottsche.

Porellaceae: *Porella laevigata* (Schrad.) Lindb. (Сюзев, 1909), *P. caucasica* Steph., *P. thuja* Dicks., *P. platyphylloides* (Schwein.) Lindb., *P. platyphylla* (L.) Lindb., *P. Cordaeana* (Hüben.) Evans.

Frullaniaceae: *Frullania tamarisci* (L.) Dum., *F. dilatata* (L.) Dum., *F. caucasica* Steph., *Jubula Hutschinsiae* (Hook.) Dum. ssp. *javanica* (Steph.) Verd.

Lejeuniaceae: *Lejeunia cavifolia* (Ehrh.) Lindb., *L. patens* Lindb., *Cololejeunia calcarea* (Lib.) Spruce, *C. Rossetiana* (C. Massalongo) Schiffn. (по нашим данным).

Anthocerotaceae: *Anthoceros levis* L. (Савич и Ладыженская, 1936), *A. dichotomus* Raddi, *A. punctatus* L. (Radde, 1901), *A. caespiticius* De Not. (Müller, 1912—1916), *A. multilobus* Lindb. (Воронов, 1914), *A. caucasicus* Steph. (Воронов, 1914).

В первых выпусках последней сводки Мюллера (K. Müller, 1940) *Anthoceros multilobus* Lindb. и *A. caespiticius* De Not. рассматриваются как синонимы *A. punctatus* L., а *A. caucasicus* Steph. совершенно не указывается. *Clevea suecica* (Lindb.) Lindb. считается разновидностью *C. hyalina* (Somm.) Lindb.

СПИСОК ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ ЮГО-ОСЕТИИ

Порядок MARCHANTIALES Schiffn.

Сем. I. **RICCIACEAE**

Род 1. **Riccia** Micheli

1 (1). **R. sorocarpa** Bischoff.

Джавский р-н: травянистый склон близ березовой рощи ниже Нижне-Эрманского ущ., на обнаженных местах, среди кочек осоки (*Carex Buschiorum*), 2100 м, 23 VIII 1947!! Со спорогонами.

Сем. II. **MARCHANTIACEAE**

Род 2. **Reboulia** Raddi

2 (1). **R. hemisphaerica** (L.) Raddi.

Джавский р-н: лавовый каменник, на камне среди лавовых глыб в сосняке ниже Бритатского ущ., ♂, 17 IX 1947!!

Род 3. **Conocephalum** Wigg.

3 (1). **C. conicum** (L.) Dum. — Brotherus 1893, p. 142 [sub *Fegatella conica* (L.) Cord.].

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, на почве у ручья, 11 IX 1937!!; урочище Ком-Комме, берег оз. Дзоар-Шад, 2600 м, 28 VIII 1935 (Буш); на горе Лагерманцех по р. Б. Лиахва (Бротерус); березняк в нижней части урочища Ком-Комме, 17 VIII 1947!!; по берегу ручья на морене ниже стационара, на камне, 30 VII 1946!!; лавовый каменник между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, на камнях среди брусники, 30 VIII 1937!!; сосновая роща возле сел. Эдис, 12 IX 1937!!

Род 4. **Preissia** Corda

4 (1). **P. quadrata** (Scop.) Nees — Brotherus 1893, p. 141—142 [sub *Chomiocarpon quadratus* (Scop.) Lindb.].

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, березняк со стороны Средне-Эрманского ущ., на известковых наплывах по руслу ручья, 16 IX 1947!! и по берегу каменистого русла ручья, 25 IX 1947!! урочище Ком-Комме, задерненный участок на оползне, ♀, 6 VIII 1946!!; галечник р. Средн. Эрмани, 18 VII 1937!!; берег ручья на морене ниже стационара, на камне, 30 VII 1946!!; берег р. Эрмани-Дон против сел. Средн. Эрмани, 4 VII 1938!!; берег р. Верхн. Эрмани, на галечнике, ♀, 25 VII 1938!!; березняк по левому борту Верхне-Эрманского ущ., 21 VII 1937!!; правый борт Нижне-Эрманского ущ., на глинистой почве у ключа, 1 VIII 1946!!; на камне в сосняке ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!!; на горе Лагерманцех по р. Б. Лиахва (Бротерус); правый борт Джомагского ущ., на влажном склоне, ♂, 30 VIII 1947!!; елово-пихтово-буковый лес над Шавлоховым против Сбийского ущелья, 13 VII 1938!!; Мамиссон у истоков р. Чанчахи (Бротерус). Ленингорский р-н: берег оз. Кель, между камнями, 14 IX 1947!!

Род 5. **Marchantia** L.

5 (1). **M. polymorpha** L. — Brotherus 1893, p. 141.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, близ оз. Дзоар-Шад, ♀, 15 VIII 1937!!; Эрмани у истоков р. Б. Лиахва (Бротерус); галечник р. Средн. Эрмани, 18 VII 1937 и 29 VIII 1947!!; берег р. Верхн. Эрмани, на ключевом болоте, 9 VII 1938!!; левый борт Верхне-Эрманского ущ., 21 VIII 1937!!; берег р. Эрмани-Дон против стационара, 27 VI 1938 и 19 VIII 1947!!; берег р. Эрмани-Дон ниже сел. Средн. Эрмани; железистое застойное болотце, 5 VII 1938!!; гора Сырх-Лаберта, лес выше минерального источника, у ключа, 18 VIII 1928 (Буш); Ленингорский р-н: берег оз. Кель, между камнями, 14 IX 1947!!

ПОРЯДОК JUNGERMANIALES Schiffn.

Сем. III. METZGERIACEAE

Род 6. **Metzgeria** Raddi

6 (1). **M. conjugata** Lindb. — Brotherus 1893, p. 148.

Джавский р-н: лавовый каменник, на камне среди лавовых глыб в сосняке ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!!; елово-буковая роща над сел. Ванели, на коре, ♀ и ♂, 5 VIII 1947!!; Хвце на р. Б. Лиахва (Бротерус).

7 (2). **M. pubescens** (Schrank) Raddi — Brotherus 1893, p. 147.

Джавский р-н: лавовый каменник в березняке между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, на камне, 24 VIII 1947!!; на камне в сосняке ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!!; на камне в орешнике выше Чилиатского ущ., 9 IX 1947!! Сталинирский р-н: в горах над гор. Сталинир (Бротерус).

Род 7. **Riccardia** Gray

8 (1). **R. latifrons** Lindb.

Джавский р-н: долина р. Б. Лиахва, правый борт Джомагского ущ., влажный склон в буковом лесу, на гнилушке, 1600 м, 30 VIII 1947!! С выводковыми почками.

Сем. IV. **FOSSOMBRONIACEAE**

Род 8. **Moerchia** Gottsche

9 (1). **M. Flotowiana** (Nees) Schiffner

Джавский р-н: местн. Эрмани, левый берег р. Эрмани-Дон, на склоне к реке, у стока ручья с морены ниже стационара, ♀, 2 VIII 1946!! Новый вид для Кавказа.

Род 9. **Pellia** Raddi

10 (1). **P. Fabbroniana** Raddi

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, в березняке у ручья, 1 VII 1938!!; урочище Ком-Комме со стороны Средне-Эрманского ущ., на известковых наплывах по руслу ручья, 16 IX 1947!!; оползневое обнажение на левом берегу р. Средн. Эрмани, на влажной полуобнаженной почве, 26 VIII 1947!!; галечник р. Средн. Эрмани, ключевое болото, 29 VIII 1947!!; берег р. Эрмани-Дон против стационара, 2 VIII 1946!!; левый борт Верхне-Эрманского ущ., в зарослях рододендрона, 9 VIII 1946!!; на камне у ручья близ сел. Эдис, 23 VIII 1947!!; правый борт долины р. Б. Лиахвы выше сел. Рокото, в медленно текущем ручье у дороги, 1300 м, 24 VII 1946!! Среди сборов часто встречается f. *furcigera* (Hook.) Massal.

Сем. V. **LOPHOZIACEAE**

Род 10. **Cesia** Gray

11 (1). **C. concinnata** (Lightf.) Gray

Джавский р-н: местн. Эрмани, левый борт ущелья р. Мидакка-Кау-Дон, на обнаженной скале среди зарослей рододендрона против горы Фидар-хох, 9 IX 1946!!

12 (2). **C. corallioides** (Nees) Carruth.

Джавский р-н: местн. Эрмани, по гребню Кей-Дона, на теневой стороне камня близ вершины, 26 VIII 1946!!

Род 11. **Nardia** Gray

13 (1). **N. geoscyphus** (De Not.) Lindb.

Джавский р-н: местн. Эрмани, сев. склон горы Фидар-хох, у подножья скал, ♀, 21 VIII 1946!!

Род 12. **Aplozia** Dum.

14 (1). **A. crenulata** (Sm.) Dum. **var. gracillima** (Sm.) Hook. — Brotherus 1893, p. 159 [sub *Nardia Genthiana* (Hüb.)].

Джавский р-н: верховья р. Б. Лиахвы, в альп. поясе горы Суарком (Бротерус).

15 (2). **A. sphaerocarpa** (Hook.) Dum.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме со стороны левого борта Средне-Эрманского ущ., на слабо задерненной осыпи, 26 VIII 1947!!; левый борт Верхне-Эрманского ущ. против места слияния рек. Верхн. Эрмани и Мидакка-Кау-Дон, по руслу пересохшего ручья, на глинистой почве, 17 VIII 1946!!

Род 13. **Jamesoniella** Spruce

16 (1). **J. autumnalis** (DC.) Steph. — Brotherus 1893, p. 155 (sub *Jungermania autumnalis* DC.).

Джавский р-н: между Глолой и Мамиссоном (Бротерус).

Род 14. **Sphenolobus** (Lindb.) Steph.

17 (1). **S. minutus** (Crantz) Steph.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, заросли рододендрона, на обнаженной торфянистой почве, 11 IX 1937 и 6 VIII 1946!!; кольдем между Средне-Эрманским и Верхне-Эрманским ущ., каменистые обнажения, под кустиками *Salix arbuscula*, 31 VII 1946!!; лавовый каменник, в березняке между Нижне-Эрманским и Бритатским ущ., 27 VIII 1947!!; на камне под сосной ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!! Часто с выводковыми почками.

18 (2). **S. exsectus** (Schmid.) Steph.

Джавский р-н: лавовый каменник, на опушке сосняка в тени от жимолости и орешника ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!! С эллипсоидальными выводковыми почками.

Род 15. **Lophozia** Dum.

19 (1). **L. Hatcheri** (Evans) Steph.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, в березняке, 25 VII 1937!!; на морене ниже стационара, у камней, 19 VIII 1947!!; ущ. р. Мидакка-Кау-Дон, на отдельно стоящей скале горы Фидар-хох, 10 VIII 1947!!; лавовый каменник, березовая роща между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, на слабо задерненных камнях, 24 VIII 1947!!; на камнях возле рощи из рябины ниже Нижне-Эрманского ущ., 13 VIII 1947!!; на камне в тени от бука ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!!; левый борт Верхне-Эрманского ущ., на почве под рододендроном, 15 VIII 1938!! Впервые указывается для Кавказа.

20 (2). **L. lycopodioides** (Wallr.) Cogniaux

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, заросли рододендрона, 11 VII 1937!!; левый борт Средне-Эрманского ущ., заросли рододендрона, 17 VII 1937 и 1 IX 1937!!; правый борт Средне-Эрманского ущ., заросли рододендрона, 29 VIII 1947!!; на морене ниже стационара, у камней, 19 VIII 1947!!; левый борт Верхне-Эрманского ущ., заросли рододендрона, 19 VIII 1937!!; каменистые обнажения вдоль гребня кольдема между Средне-Эрманским и Верхне-Эрманским ущ., на камне, 31 VII 1946!!; березовая роща над сел. Средн. Эрмани, 24 VIII 1947!!; изреженный березняк между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, 24 VIII 1947!!; на камне возле рощи из рябины ниже Нижне-Эрманского ущ., 13 VIII 1947!!

21 (3). **L. quinquedentata** (Huds.) Cogniaux — Brotherus 1893, p. 156—157 (sub *Jungermania quinquedentata* Huds.).

Джавский р-н: лавовый каменник, березняк между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, на камне, 12 IX 1937, 28 VIII 1938 и 24 VIII 1947!!; каменник ниже сел. Эдис, 6 VIII 1947!!; на камне под орешником ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!! Сталинирский р-н: в горах над гор. Сталинир (Бротерус). (Рис. 1).

22 (4). **L. Floerkei** (Web. et Mohr) Schiffn. — Brotherus 1893, p. 157 [sub *Jungermania lycopodioides* Wallr. var. *Floerkei* (W. M.) Lindb.].

Джавский р-н: местн. Эрмани, окрестности стационара (Буш); гора Саурком (Бротерус).

23 (5). **L. quadriloba** (Lindb.) Evans.

Джавский р-н: местн. Эрмани, по гребню урочища Ком-Комме со стороны Средне-Эрманского ущ., среди камней ближе к вершине, 22 IX 1947!!; правый борт Средне-Эрманского ущ., заросли рододендрона, 20 VIII 1938!! Новый вид для Кавказа.

24 (6). **L. barbata** (Schmid.) Dum.

Джавский р-н: лавовый каменник, березняк между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, на камне, 23, 24 VIII 1947!!; на камне в тени бука ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!!; каменистые обнажения выше сел. Згубири, под соснами, 25 VII 1946!!; левый борт долины р. Б. Лиахвы, на открытом склоне среди леса выше сел. Хвце, 24 VII 1946!!

25 (7). **L. ventricosa** (Dicks.) Dum.

Джавский р-н: местн. Эрмани, ущ. р. Мидакка-Кау-Дон, на отдельно стоящей скале горы Фидархох, 10 VIII 1947!!; правый борт Средне-Эрманского ущ., на почве под рододендроном, 17 и 25 VIII 1938!! Обычно с выводковыми почками.

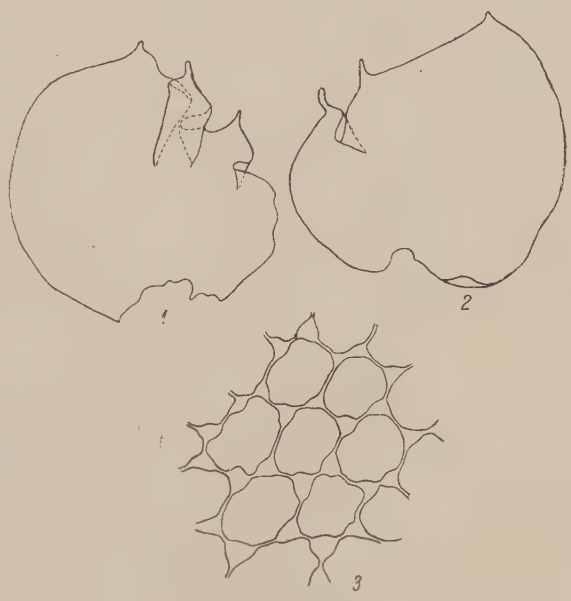


Рис. 1. *Lophozia quinquedentata*. *1, 2* — листья; *3* — клеточная сеть середины листа. (Ориг.).

26 (8). **L. incisa** (Schrad.) Dum.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, березняк с *Rhododendron caucasicum*, 1 VII 1938!!; заросли рододендрона на морене по левому борту Верхне-Эрманского ущ., 29 VIII 1947!!; левый борт Верхне-Эрманского ущ., под кустом рододендрона, 11 VIII 1938!!

27 (9). **L. Mülleri** (Nees) Dum.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, березняк в нижней части урочища близ ручья, 17 VIII 1947!! (Рис. 2).

28 (10). **L. Hornschuchiana** (Nees) Macoun.

Джавский р-н: местн. Эрмани, левый борт Верхне-Эрманского ущ., пересыхающее русло ручья на ключевом болоте, 1 VII 1938!! (Рис. 3).

29 (11). **L. heterocolpos** (Thed.) Howe

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме со стороны левого борта Средне-Эрманского ущ., на слабо задерненной осыпи, 26 VIII 1947!!; северный склон горы Фидар-хох, у подножья скал, 21 VIII 1946!!; левый борт Бритатского ущ., выше сел. Верхн. Бритаты, по каменистому руслу пересохшего ручья, 19 VIII 1946!! (Рис. 4).

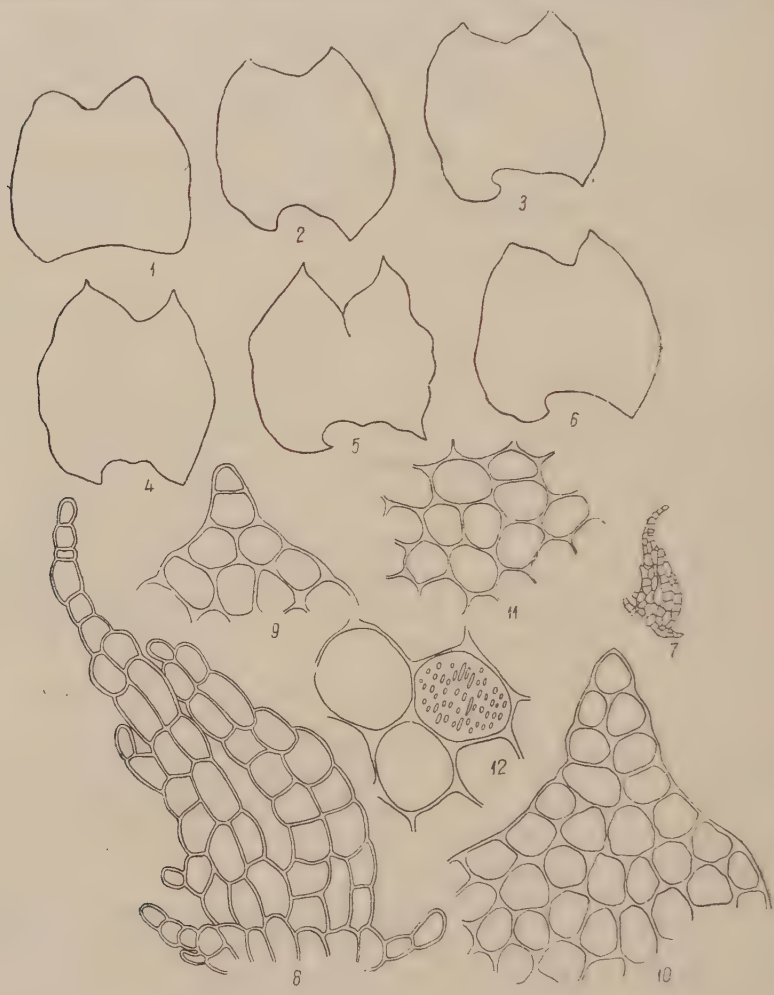


Рис. 2. *Lophozia Mülleri*. *1—6* — листья; *7* — амфигастрий (малое увеличение); *8* — амфигастрий (большое увеличение); *9*, *10* — клеточная сеть верхушки листа; *11* — клеточная сеть середины листа; *12* — клеточная сеть середины листа (очень сильное увеличение, видна шероховатая кутикула). (Ориг.).

На всех экземплярах мха обильно развиты выводковые почки. Новый вид для Кавказа.

30 (12). **L. badensis** (Gottsche) Schiffn.

Джавский р-н: местн. Эрмани, левый борт Верхне-Эрманского ущ., на известковых наплывах при стекании ручья со второй террасы на первую, 30 VII 1946!!

Клетки листа крупные, тонкостенные, у одних экземпляров в углах слабо утолщенные, у других сильнее утолщены. Кутикула шероховатая. Наружные клетки стебля вытянутые, мельче внутренних, только в молодой части стебля (в зоне роста) наблюдаются укороченные наружные клетки. Новый вид для Кавказа. (Рис. 5).

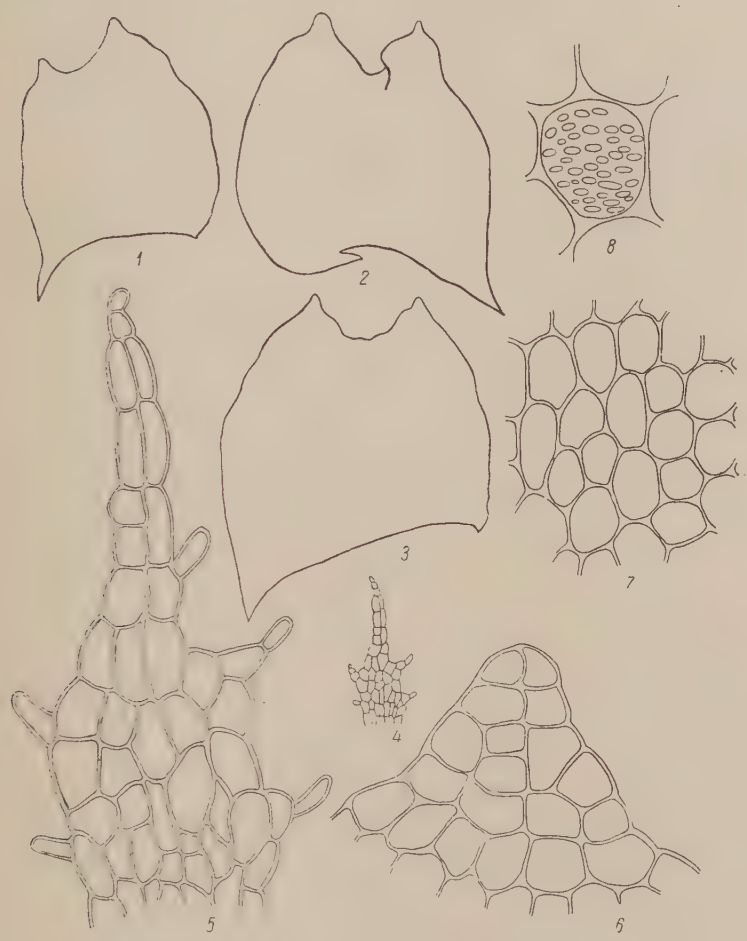


Рис. 3. *Lophozia Hornschuchiana*. *1—3* — листья; *4* — амфигастрий (малое увеличение); *5* — амфигастрий (большое увеличение); *6* — клеточная сеть верхушки листа; *7* — клеточная сеть середины листа; *8* — клетки середины листа (очень сильное увеличение, видна шероховатая кутикула). (Ориг.).

Род 16. Plagiochila Dum.

31 (1). **P. asplenioides** (L.) Dum. — Brotherus 1893, p. 154.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, в березняке у ручья, 1 VII 1938!!; ручеек из оз. Дзоар-Шад, 11 VIII 1937!!; урочище Ком-Комме, березняк со стороны Средне-Эрманского ущ., берег каменистого ручья, 25 IX 1947!!; березняк в нижней части урочища Ком-Комме, 17 VIII 1947!!; левый борт Средне-Эрманского ущ., березняк с рододендроном, 1 IX 1937!!; правый борт Средне-Эрманского ущ.,

на почве у гребня, 31 VII 1946!!; склон морены к р. Средн. Эрмани, под нависшей кочкой *Carex Buschiorum*, 16 IX 1947!!; ущелье р. Мидакка-Кау-Дон, между камнями в начале подъема на Кельский пер., 10 VIII 1947!!; лавовый каменник, березняк между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, 24 VIII 1947!!; в березняке близ Бритатского ущ., 27 VIII 1947!!; на опушке сосняка ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!!; долина

Рис. 4. *Lophozia heterocolpos*. *1* — часть стебля с листьями и амфигастрием; *2—4* — листья; *5* — амфигастрий; *6*, *7* — клеточная сеть верхушки листа; *8* — клеточная сеть середины листа; *9*, *10* — верхушки стеблей с выводковыми почками; *11* — лист с развивающимися выводковыми почками; *12* — выводковые почки. (Ориг.).

р. Б. Лиахвы, на берегу ручья против Сбийского ущ., 6 VIII 1947!!; елово-пихтово-буковый лес над Шавлоховым, 13 VII 1938!!; елово-буковая роща над сел. Ванели, 5 VIII 1947!!; в лесу близ Елбакита, 5 VIII 1947!!; сел. Карзман, урочище Шомитури, Fagetum, 1170 м, на камне, 7 VIII 1929 (Поварницын и Родин)!; сел. Карзман, северный склон

к р. Гвизге, 7 VIII 1929 (Поварницын и Родин)!; Пепелеты, у р. Хошис-Дон, на камнях, 25 VII 1929 (Поварницын и Родин)!; на горе Суарком по р. Б. Лиахве (Бротерус). Сталинирский р-н: в овраге у сел. Ванаты, 3 VIII 1947!! Ленингорский р-н: берег оз. Кель, между камнями, 14 IX 1947!!

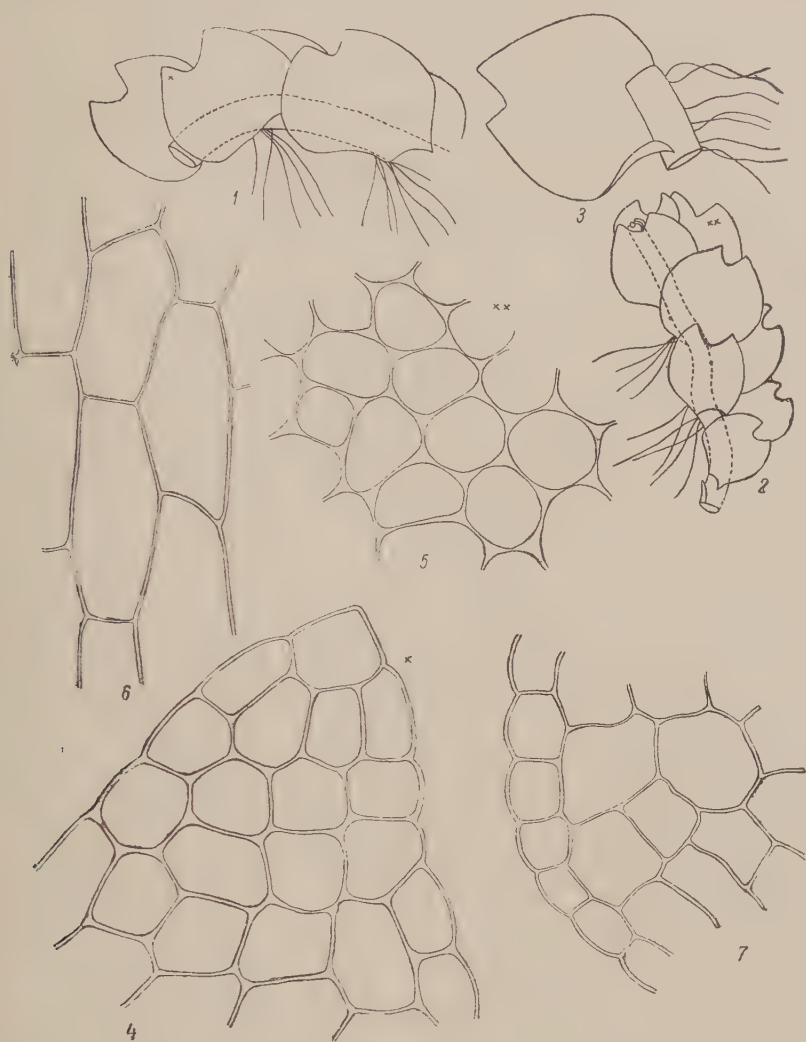


Рис. 5. *Lophozia badensis.* *1* — часть стебля с листьями; *2* — верхушка стебля; *3* — лист; *4* — клеточная сеть верхушки листа; *5* — клеточная сеть середины листа; *6* — клетки наружной поверхности стебля; *7* — поперечный разрез стебля. (Ориг.).

Сем. VI. SCAPANIACEAE

Род 17. Diplophyllum Dum.

32 (1). **D. taxifolium** (Wahlenb.) Dum.

Джавский р-н: подъем к Дзедо, заросль рододендрона, 2400 м, 8 VIII 1928 (Буш)!

Род 18. Scapania Dum.

33 (1). **S. irrigua** (Nees) Dum. — Brotherus 1893, p. 153 [sub *Martinellia irrigua* (Nees) Lindb.].

Джавский р-н: Мамиссон у истоков р. Чанчахи (Бротерус).

34 (2). **S. aequiloba** (Schwgr.) Dum.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, оползневые обнажения по стоку вод из оз. Дзоар-Шад, 23 VIII 1946!!

35 (3). **S. subalpina** (Nees) Dum. — Brotherus 1893, p. 152 [sub *Martinellia subalpina* (Nees) Lindb.].

Джавский р-н: Мамиссон у истоков р. Чанчахи (Бротерус).

Сем. VII. PTILIDIACEAE

Род 19. Blepharostoma Dum.

36 (1). **B. trichophyllum** (L.) Dum.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, березняк с рододендроном, 1 VII 1938!!; по гребню урочища Ком-Комме со стороны Средне-Эрманского ущ., близ вершины, 22 IX 1947!!; по гребню хребта между Средне-Эрманским и Нижне-Эрманским ущ., 22 IX 1947!!; левый борт Средне-Эрманского ущ., близ гребня, 22 IX 1947!!; ключевое болото на галечнике р. Верхн. Эрмани, близ места впадения р. Мидакка-Кау-Дон, 20 IX 1947!!; каменистые обнажения по гребню хребта между Средне-Эрманским и Верхне-Эрманским ущ., в расщелине камня, 31 VII 1946!!; лавовый каменник, в березняке близ Бритатского ущ., на гнилом пне березы, 27 VIII 1947!!

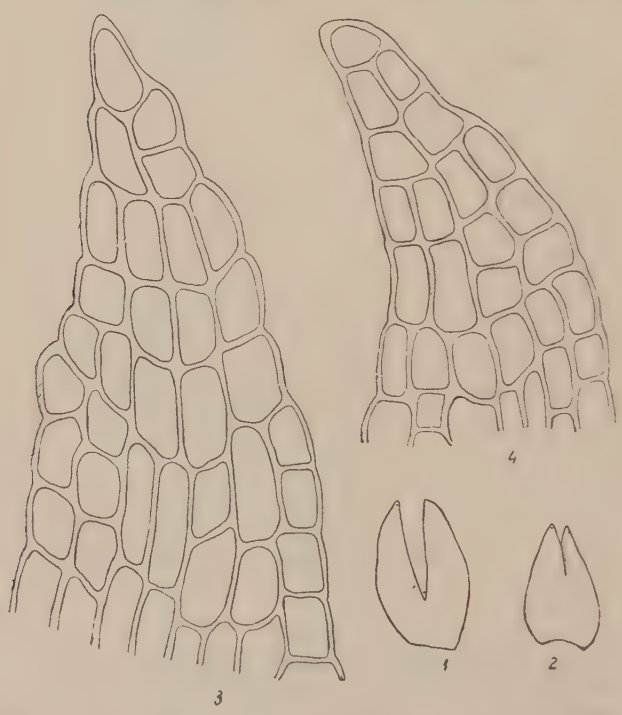


Рис. 6. *Anthelia Juratzkana*. *1* — лист; *2* — амфигастрий; *3*, *4* — клеточная сеть верхушки листа. (Ориг.).

Род 20. Anthelia Dum.

37 (1). **A. Juratzkana** (Limpr.) Spruce

Джавский р-н: местн. Эрмани, по гребню урочища Ком-Комме со стороны Средне-Эрманского ущ., среди камней близ вершины, 22 IX 1947!!; южный склон горы Фидар-хох, в конце щебневатой осыпи, у скалы, 12 VIII 1946!!; на скале на северном склоне горы Фидар-хох, 2 VIII 1946, со спорогонами.

Все образцы в виде плотных корковидных дерновинок. Клетки листа с более утолщенными стенками, споры 18—24 μ, элатеры трехспиральные. Новый вид для Кавказа. (Рис. 6).

Род 21. **Ptilidium** Nees

38 (1). **P. pulcherrimum** (Web.) Hampe

Джавский р-н: лавовый каменник, на камнях между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, 28 VIII 1937!!; левый борт Бритатского ущелья, березняк над сел. Верхн. Бритаты, 4 VIII 1938!!

Сем. VIII. HARPANTHACEAE

Род 22. **Chiloscyphus** Corda

39 (1). **Ch. pallescens** (Ehrh.) Dum.

Джавский р-н: травянистый склон ниже березняка в урочище Ком-Комме со стороны левого борта Средне-Эрманского ущ., 28 IX 1947!! Ленингорский р-н: Кельское нагорье, берег оз. Кель, между камнями, 14 IX 1947!!

Род 23. **Lophocolea** Dum.

40 (1). **L. heterophylla** (Schrad.) Dum.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, березняк с рододендроном, 1 VIII 1938!!; заросли рододендрона в начале левого борта Средне-Эрманского ущ., 22 IX 1947!!; лавовый каменник, березняк близ Бритатского ущ., 27 VIII 1947!!

41 (2). **L. minor** Nees — Brotherus 1893, p. 149.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, в березняке на коре березы, 20 VIII 1937!!; заросли рододендрона в начале левого борта Средне-Эрманского ущ., 22 IX 1947!!; по гребню урочища Ком-Комме со стороны Средне-Эрманского ущ., между камнями, 22 IX 1947!!; заросли рододендрона на морене по левому борту Верхне-Эрманского ущ., на торфянистой почве, 29 VIII 1947!!; лавовый каменник, изреженный березняк выше дороги из Бритат в сел. Эдис, на слабо задерненных камнях, 13 VIII 1947!!; березняк между Нижне-Эрманским и Бритатским ущ., 27 VIII 1947!!; Верхне-Эрманское ущ., березняк с рододендроном, 12 VIII 1937!!; левый берег р. Б. Лиахвы против Сбийского ущ., на камне в ольшанике, 30 VIII 1947!!; левый борт долины р. Б. Лиахва, на открытом склоне среди леса выше сел. Хвце, 24 VII 1946!! Сталинирский р-н: в горах над гор. Сталинир (Бротерус). Обычно с выводковыми почками.

Сем. IX. CEPHALOZIACEAE

Род 24. **Cephalozia** Dum.

42 (1). **C. connivens** (Dicks.) Spruce

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, у оз. Дзоар-Шад, 24 VIII 1937!!; северный склон Кей-Дона, в зарослях рододендрона, на гнилой древесине и на почве, 26 VIII 1946!!

Сем. X. CALYPOGEIACEAE

Род 25. **Calypogeia** Raddi

43 (1). **C. trichomanis** (L.) Corda

Джавский р-н: местн. Эрмани, левый борт Верхне-Эрманского ущ., заросли рододендрона, 9 VIII 1946!!

44 (2). **C. Neesiana** (Mass. et Carest.) Müll.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, березняк с рододендроном, на почве, 1 VII 1938; северный склон Кей-Дона, в зарослях рододендрона, на гнилой древесине и на почве, 26 VIII 1946!! С выводковыми почками.

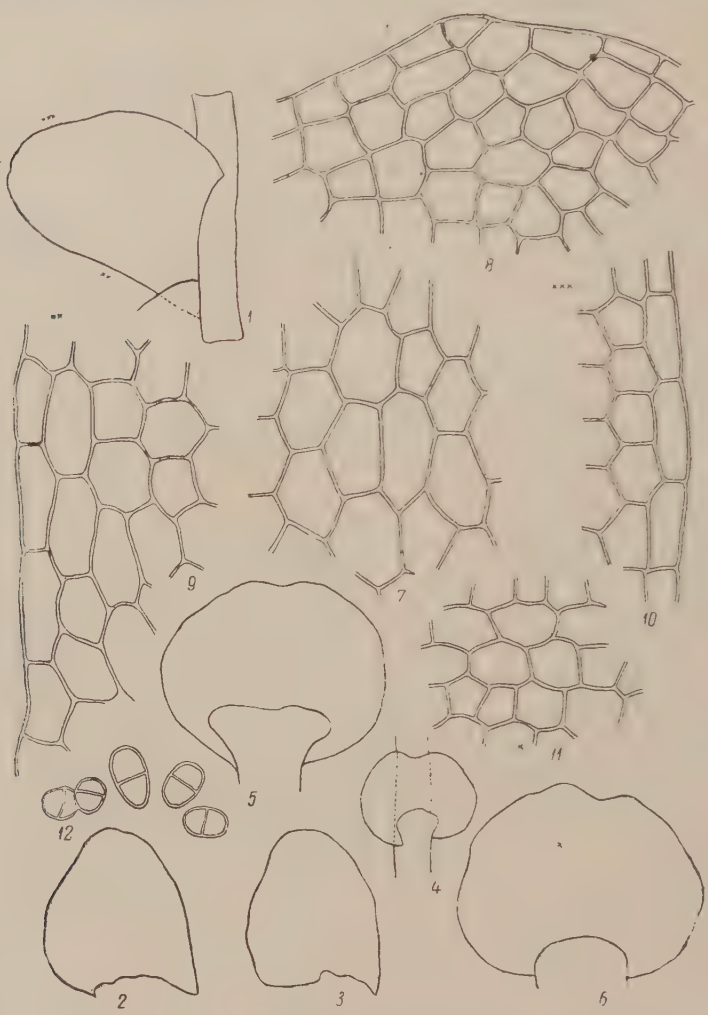


Рис. 7. *Calypogeia Neesiana*. *1* — часть стебля с листом; *2*, *3* — листья; *4* — амфигастрий (малое увеличение); *5*, *6* — амфигастрий (большое увеличение); *7* — клеточная сеть середины листа; *8* — клеточная сеть верхушки листа; *9*, *10* — клеточная сеть края листа; *11* — клеточная сеть середины амфигастрия; *12* — выводковые почки. (Ориг.).

По клеточной сети образцы из Юго-Осетии подходят к *C. Neesiana*, однако амфигастрии обнаружены как цельные, так и выемчатые. Для окончательного решения вопроса о видовой принадлежности образцов необходимо монографическое исследование рода в пределах СССР или хотя бы Кавказа. Весьма вероятно, что такое исследование обнаружит неоднородность *C. Neesiana* и даст возможность выявить вид, еще не ука-

занный для Советского Союза, — *C. Müllerіana*. Клетки средины листа у наших экземпляров обычно 40 μ (единично 45 μ), клетки середины амфигастриев 30—40 μ (единично 45 μ). Новый вид для Кавказа. (Рис. 7).

Сем. XI. LEPIDOZIACEAE

Род 26. Lepidozia Dum.

45 (1). **L. reptans** (L.) Dum.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, березняк с рододендроном, 1 VII 1938!!; лавовый каменник, березняк близ Бритатского ущ., на гнилом пне березы, 27 VIII 1947!!; опушка сосняка ниже Бритатского ущ., на камне, 17 IX 1947!!

Сем. XII. RADULACEAE

Род 27. Radula Dum.

46 (1). **R. complanata** (L.) Dum.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, на стволе березы, 24 VIII 1937!!; лавовый каменник, березняк с рододендроном ниже оз. Шаде-Фес, на почве, 27 VIII 1946!!; березовая роща между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, на слабо задерненных камнях, 24 VIII 1947!!; изреженный березняк на каменнике между Нижне-Эрманским и Бритатским ущ., на камне, 13 VIII 1947!!; в сосняке ниже Бритатского ущ., на камне среди лавовых глыб, 17 IX 1947!!; в березняке по левому борту второй Эдисской балки, на почве, 8 VIII 1947!!; в тени от орехово-грушевой заросли близ сел. Згубири, 30 VIII 1947!!; ольшаник в пойме р. Б. Лиахвы против Сбийского ущ., на стволе ольхи, 30 VIII 1947!!; елово-пихтово-буковый лес над Шавлоховым, на коре пихты, 13 VII 1938!!; елово-буковая роща над сел. Ванели, на коре бука на высоте 1—2 м, 5 VIII 1947!!; по склону у сел. Хвце, 5 VIII 1947!!; на камне в буковом лесу близ Елбакита, 31 VIII 1947!! Сталинирский р-н: в овраге близ сел. Ванаты, у основания ствола, 3 VIII 1947!!

47 (2). **R. Lindbergiana** Gottsche

Джавский р-н: лавовый каменник, березняк на склоне к сел. Эдис, слабо задерненные камни, ♂, 31 VIII 1947!!; березовая роща между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, на камне, ♂, 24 VIII 1947!!

Сем. XIII. PORELLACEAE

Род 28. Porella L.

48 (1). **P. platyphylla** (L.) Lindb.

Джавский р-н: местн. Эрмани, урочище Ком-Комме, на коре, 31 VIII 1938!!; лавовый каменник, на камне по дороге к сел. Эдис, 12 IX 1937!!; на стволе ольхи в ольшанике поймы р. Б. Лиахвы против Сбийского ущ., 30 VIII 1947!!; елово-буковая роща над сел. Ванели, на коре бука на высоте 1—2 м, 5 VIII 1947!!; левый борт долины р. Б. Лиахвы выше сел. Хвце, на открытом склоне среди леса, 24 VII 1946!!; каменистые обнажения у сел. Хвце, 5 VIII 1947!!; Сбийское ущ., левый борт Джатиевской балки, на буке, 12 VII 1938!!; Джава, роща из *Carpinus orientalis* на правом борте долины р. Б. Лиахвы, на стволах, 24 VII 1946!!; сел. Хахет, урочище Хахет-Чагат, Fageto-Carpinetum,

на коре деревьев у корней, 1080 м, 16 VII 1929 (Поварницын и Родин)!; сел. Карзман, урочище Шомитури, *Fagetum*, на камнях, 1170 м, 7 VIII 1929 (Поварницын и Родин)!

Весь род *Porella* нуждается в критическом пересмотре. Несомненно кавказские виды представляют собой ряд групп близких видов (как, например, *P. Baueri*, *P. platyphylloidea*, *P. platyphylla*), таксономическое значение которых еще не ясно. Эти виды не имеют достаточно хороших разграничивающих их признаков, которые может быть недостаточно выявлены или вовсе отсутствуют.

Сем. XIV. FRULLANIACEAE

Род 29. **Frullania** Raddi

49 (1). **F. tamarisci** (L.) Dum.

Джавский р-н: сел. Пепелеты, вершина хребта Савкаджан, на стволе граба, 1325 м, 25 VII 1929 (Поварницын и Родин)!

50 (2). **F. dilatata** (L.) Dum.

Джавский р-н: лавовый каменник, березняк между сел. Средн. Эрмани и Эдисом, на камне, 24 VIII 1947!!; изреженный березняк выше дороги из Бритат в сел. Эдис, на камне, 13 VIII 1947!!; сосновая роща у сел. Эдис, 8 IX 1937!!; возле дороги близ сел. Згубири, 12 VII 1938!!; правый борт долины р. Б. Лиахвы близ сел. Ванели, в лесу на коре бука, 24 VII 1946!!; левый борт долины р. Б. Лиахвы выше сел. Хвце, 24 VII 1946!!; Джава, роща из *Carpinus orientalis* на правом борте долины р. Б. Лиахвы, на стволе, 24 VII 1946!!; в ельнике возле Джавы, на камне, 28 VI 1938!! Сталинирский р-н: гор. Сталинир, сухой склон Згудери, на скалах, 22 VII 1946!!

Рис. 8. *Jubula javanica*. *1*, *2* — часть стебля с нижней стороны. (Ориг.).

Род 30. **Jubula** Dum.

51 (1). **J. Hutschinsiae** subsp. **javanica** (Steph.) Verd.

Джавский р-н: сел. Пепелеты, у р. Хошис-Дон, на камнях, 25 VII 1929 (Поварницын и Родин).

Согласно Фердорну (Verdoorn, 1930), кавказские образцы Воронова принадлежат к subsp. *javanica* (steph.) Verd. Наш образец целиком соответствует диагнозу этого подвида. Уже сейчас можно считать, что выделенный Фердорном подвид представляет собой более высокую таксономическую единицу. Хорошо выраженный изолированный ареал и морфологические признаки позволяют рассматривать его как вид. (Рис. 8).

Сем. XV. LEJEUNIACEAE

Род 31. **Lejeunia** Libert

52 (1). **L. cavifolia** (Ehrh.) Lindb.

Джавский р-н: лавовый каменник, на камне среди лавовых глыб в сосняке ниже Бритатского ущ., 17 IX 1947!!

ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А. и Буш Е. А. Растительный покров Восточной Юго-Осетии и его динамика. Производ. силы Юго-Осетии, V, АН СССР, СОПС, серия Закавказская, вып. 18, М.—Л., 1936.

Воронов Ю. Н. Материалы к флоре печеночников Кавказа. Изв. Кавказск. музея, т. VIII, Тифлис, 1914.

Воронов Ю. Н. Очерк растительности и флоры Юго-Осетии. Матер. по изуч. Грузии, Юго-Осетия, вып. 1, Тифлис, 1924.

Куприевич В. Ф. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (задачи, основные направления научно-исследовательской деятельности). Бот. журн., т. XXXVI, № 5, 1951.

Ладыженская К. И. Материалы для бриофлоры СССР. I. Новый для СССР род печеночника Lunularia Adans. Бот. журн., т. XXV, № 4—5, 1940.

Ладыженская К. И. Ricciocarpus velutinus (Wilson) Steph. в СССР. Бот. матер. Отдела споровых растений Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, т. V, вып. 10—12, 1945.

Ладыженская К. И. Материалы для бриофлоры СССР. II. Новый для СССР род печеночника Southbya Spruce. Бот. журн. СССР, т. XXXIII, № 2, 1948.

Савич Л. И. и Ладыженская К. И. Определитель печеночных мхов севера Европейской части СССР. Изд. АН СССР, М.—Л., 1936.

Савич-Любицкая Л. И. Hookeria lucens (L.) Smith в «гименофилловом» ущелье (Сачохиас) Малоаджарского хребта. Бот. журн. СССР, т. XXXII, № 4, 1947.

Сюзев П. В. Материалы к бриологической флоре Кавказа. Вестн. Тифл. бот. сада, вып. 15, Тифлис, 1909.

Arnell H. W. Zur Moosflora des Lena-Tales. Ark. för Bot., B. 13, № 2, Stockholm, 1913.

Brotherus V. F. Enumeratio muscorum Caucasi. Acta Soc. scient. Fenn., T. XIX, № 12, Helsingfors, 1893.

Domin K. Grundzüge der pflanzengeographischen Verbreitung und Gliederung der Lebermoose. Mem. Soc. roy. Sc. d. Bohême, № 8, 1923.

Frye T. C. and Clark L. Hepaticae of North America. Univ. Wash. public. in biol., v. 6, № 1, 1937; № 2, 1943; № 3, 1945; № 4, 1946; № 5, 1947.

Fulford M. Distribution patterns of the genera of Leafy Hepaticae of South America. Evolution intern. Journ. of organic evolution, v. V, № 3, New York, 1951.

Herzog Th. Geographie der Moose. Jena, 1926.

Hübener. Über die geographische Verbreitung der Lebermoose vorzüglich mit Berücksichtigung der deutschen Flora. Flora, allg. botan. Ztg., Jahr. XVII, Bd. 2, Regensburg, 1834.

Müller K. Die Lebermoose Deutschlands, Oesterreichs u. d. Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Bd. 6, Leipzig, Abt. 1, 1906—1911; Abt. II, 1912—1916.

Müller K. Zur geographischen Verbreitung der europäischen Lebermoose und ihrer Verwertung für die allgemeine Pflanzengeographie. Ber. d. D. Bot. Ges. 34, Berlin, 1916.

Müller K. Die Lebermoose Deutschlands, Oesterreichs u. d. Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Bd. 6, Ergänzungsband, Abt. I, Lief. 1—2, Leipzig, 1940.
Radde G. I. Die Sammlungen des Kaukasischen museums. Bd. II, Botanik, Tiflis, 1901.
Stephani F. Species Hepaticarum. Bd. 1—6, Genève et Bale, 1900—1924.
Stephani F. Über die geographische Verbreitung der Lebermoose. Sitzungsber. Naturforsch. Ges., Leipzig, 1903.
Verdoorn Fr. Die Frullaniaceae der Indomalesischen Inseln. Ann. Bryol. Suppl. v. 1., Haag, 1930.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 8, 1953

З. Н. СМИРНОВА

НОВЫЙ ВИД РОДА DREPANOCLADUS (C. MÜLL.) ROTH — DREPANOCLADUS LAPPONICUS (NORRL.) Z. SMIRN.

Drepanocladus lapponicus, выделяемый нами в самостоятельный вид, близкий к *D. vernicosus* (Lindb.) Warnst., рассматривается обычно как разновидность последнего, а некоторыми авторами, например Линдбергом и Арнеллем (Lindberg et Arnell, 1890), даже как форма от *Amblystegium lycopodioides* (Neck.) De Not. В качестве разновидности «var. *lapponica* Norrl.» от *Hypnum lycopodioides* наш вид и был описан впервые в 1873 г. Норлиным (Norrlin, 1871—1874) из Кемской Лапландии. Однако описание Норлина настолько кратко, что не дает ни малейшего представления об этой новой разновидности. Приводим его полностью: «На топких болотах встречается темная, почти черная форма с менее сильно вогнутыми листьями, которая редко плодоносит».

Кроме того, Норлин описывает там же еще какую-то тонкую форму того же вида (*Hypnum lycopodioides*) с маленькими, сильно согнутыми листьями, с темным медно-красным блеском.[1] Возможно, что это — f. *gracilescens* от *D. lapponicus*, устанавливаемая нами ниже.

Последующие авторы — Лимприхт (Limpricht, 1904), Рено (Renauld, 1894), Менкемейер (Moenkemeyer, 1927), Иенсен (C. Jensen, 1939) и другие, — упоминая о пышных северных формах *D. vernicosus*, не дают, однако, их описания, не говоря уже об их изображении. Строения перистома у этих форм также никто из западноевропейских авторов не касается.

Детальнее всех описывает var. *lapponicus* Рот (Roth, 1909), но и его описание, хотя и основывается на экземплярах, собранных Арнеллем в Сибири у Курейки (66°20′ с. ш.) в 1876 г. (Lindberg et Arnell, 1890), также не дает правильного представления об этом несомненно самостоятельном виде.

Отсутствие описаний *D. lapponicus* объясняется тем, что в Западной Европе не имелось материала из тех частей СССР, где этот вид встречается в значительном количестве, а также тем, что совершенно не были известны его спорогоны.

Нам удалось в гербарии Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР обнаружить 2 экземпляра *D. lapponicus* со спорогонами, благодаря чему и стало возможным выявить

---

[1] Из этого же района Норлин приводит также и *D. vernicosus*.

основные признаки отличия этого вида от *D. vernicosus* по перистому и по перихециальным листьям.

Приводим диагноз этого вида.

Drepanocladus lapponicus (Norrl.) Z. Smirn. sp. n.

Syn.: *Hypnum lycopodioides* (Neck.) De Not. var. *lapponica* Norrl. in Notis. Sällsk. F. Fl. Fenn. XIII, 1873, 293. — *Amblystegium vernicosum* var *lapponicum* Lindb., Musci Skand., 1879, 33. — *Hypnum lycopodioides* San. (nec Schwaegr., nec Br. eur.) α *genuinum* San.** *lapponicum* Lindb. ex sched., San., Beschr. d. Harpid., 1885, 43. — *Amblystegium lycopodioides* (Neck.) De Not. α *genuinum* (San.) Lindb. f. *lapponicum* Lindb. et Arnell, Musci As. bor. II, 1890, 121. — *Hypnum vernicosum* Lindb. var. *lapponicum* (Norrl.) Ren. in Musc. Gall. II, 1894, 390. — *Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst. var. *lapponicus* (Norrl., Lindb.) Warnst., Mark Brand. II, 1906, 1019. — *D. vernicosus* (Lindb.) Warnst. f. *lapponicus* (Norrl.) C. Jens., Skand. Bladmossfl., 1939, 460.

Descriptio. Hygrophytus vel hydrophytus. Robustus usque ad 20 cm altus, aureo-purpureus, purpureo-violaceus vel atro-purpureus, rarius lutescenti-violaceus, purpureo-nitentibus, superne sericeo-nitentibus, inferne ferrugineo-fuscus, opacus.

Caulis erectus, simplex vel brevissime et paule ramosus, ad sectionem transversum sine strato corticale exteriore et fasciculo centrale.

Folia caulina magna, circum 2.5—3.2 mm longa et 0.8—1.2 mm lata, lato-, vel oblongo-ovata, falcato-curvata, e basi paulum angustata, 0.5—0.7 mm lata, ad apicem in acumen brevi subito angustata, distincte longitudinali plicata, paulum undulata, integerrima, sine auriculis et non decurrentibus; costa sat tenuis, longa, supra media desinens.

Cellulae perangustae, vermiculares, parietibus tenuibus, ad insertionem majores, rectangulares, parietibus incrassatis: cellulae angulorum basis nullae.

Folia ramulina minora et angustiora.

Dioicus. Folia perichaetialia 1—1.2 mm longa et 0.50—0.55 mm lata, plicata vel non plicata, ecostata, integerrima.

Seta circa 5—8 cm longa, fusco-lutea, inferne aurantiaca. Capsula pallido-fusca, leviter curvata, opaca. Cellulae exothecii ad capsulae dorsum romboideo-rectangulares, 60—95 μ longae et 24—30 μ latae, in latere ventrale brevi rectangulares vel rotundato-quadratae; cellulae exothecii circa ostiola radialiter conniventes.

Peristomii externi dentes majores, luteo-aurantiaci, superne late limbati, articuli dentis sinuosi, papillosi.

Processus peristomii interni pallide lutei, angusti, papillosi, in carina raro anguste rimosi.

Cilia 3—4, inferne nodosa, superne non nodosa (quam ad *D. vernicosus* est), sed cum processibus paulis, lateralibus in apice articulorum omnium.

Annulus triserialis. Sporae 13.5—18 μ, pallide lutei cum exosporio pallide aurantiaco, tenuissime papilloso.

Habit. in paludibus et aquis stagnanti Europae et Asiae boreali, imprimus saepe in Sibiria.

Typus speciei: Sibiria occidentalis, systema fluminis Polhuj (distr. Obj), margo lacusculi conferventis, in aqua, leg. B. N. Gorodkov, 1914, cum sporogonis. In herbario Inst. Bot. Ac. Sc. URSS conservantur.

Observatio. Species *D. vernicoso* affinis, a quo differt colore, dimensionibus majoribus, ramificatione debili, processibus in ciliis peristomii,

foliis perichaetialibus ecostatis, dispositione radiali cellularum exothecii circum ostiola in collo capsulae.

Habitu externo *D. intermedio* et *D. revolventi* proximus est, sed eius formae potius *D. lycopodioides* similis sunt. Ab his speciebus per sectionem transversalem caulis bene differt.

Описание. Гигрофит или гидрофит.

Растет в чистых или смешанных дерновинках, 7—20 см высотой, золотисто-красноватого, красновато- или фиолетово- до черновато-бурого цвета, реже желто-зеленого с красноватым отливом, вверху сильно шелковисто блестящих, часто с бронзовым отблеском, книзу большей частью бурых и без блеска.

Побеги довольно мощные, 2—2.5 мм толщиной, прямостоячие или восходящие, иногда погруженные, простые или едва ветвистые, с единичными, весьма короткими веточками, с серповидно загнутыми верхушками побегов и ветвей.

Стебли более толстые, чем у *D. vernicosus*, на поперечном срезе округлые, без наружной коры и центрального пучка, с рыхлой основной тканью из крупных овальных и округло-многоугольных клеток, 30—40 μ шириной и 36—50 μ длиной, с одно-трехслойной корой из мелких, 12 μ шириной, более толстостенных клеток (рис. 1, *1*).

Стеблевые листья односторонне серповидно согнутые, густо расположенные, более или менее крупные, 2.5—3.2 мм длиной, единично до 3.8 мм длиной, 0.8—1.2 мм шириной, к основанию немного суженные, 0.5—0.7 мм шириной, широко яйцевидные с довольно широкой верхушкой, внезапно суженной в короткий, большей частью вбок согнутый кончик, или яйцевидно-овальные, постепенно переходящие в более длинный и широкий кончик, на самой верхушке быстро суженный в небольшое острие, мягкие, часто перегибающиеся, сильно продольно складчатые, цельнокрайние. Жилка относительно тонкая и длинная, у основания 0.05 мм шириной, реже более мощная, до 0.15 мм шириной, исчезающая большей частью выше середины листа (рис. 1, *2*).

Клеточная сеть листа из длинных и очень узких, червеобразных, тонкостенных клеток, только близ основания его становящихся более широкими и прямоугольными и более толстостенными, 52.5—67.5 μ длиной и 7.5—12 μ шириной. В верхней части листа клетки наиболее короткие, 45—60 μ длиной и 3—4.5 μ шириной, в средней — более длинные, 64.5—75 μ длиной, при той же ширине (3 μ), постепенно переходящие в клетки основания и достигающие над самым основанием наибольшей длины, 67.5—82.5 μ при 4.5—9 μ ширины (рис. 1, *5*, *6*, *7*).

На углах основания клетки не отличаются от прочих клеток основания листа, т. е. так называемые клетки ушков отсутствуют (рис. 1, *8*).

Веточные листья несколько мельче и значительно более узкие, чем стеблевые, 0.4—0.5 мм шириной, удлиненно ланцетные, мало складчатые, слабо согнутые, с клеточной сетью из узких, червеобразных клеток, 75—80 μ длиной и 3 μ шириной, к основанию 48 μ длиной и 4.5 μ шириной.

Двудомный. Гинецеи обильные, удлиненные, кувшинчатой формы, 1.2 мм длиной и 0.4 мм шириной, с 5—6 крупными архегониями (рис. 2, *12*) и многочисленными, 6—8-клеточными бесцветными парафизами. Перихециальные листочки 1.0—1.2 мм длиной, из широкого, 0.50—0.55 мм шириной, яйцевидного основания, быстро суженные в довольно длинный, тонкий кончик, у наружных листочков отогнутый, у внутренних — вверх направленный, цельнокрайние, вогнутые, нескладчатые или складчатые, без жилки. Клетки в основании ромбические, 38.5—55 μ длиной

и 8—12 μ шириной, в верхней части листочка очень узкие, 60—70 μ длиной, 4.8—7.2 μ шириной.

Перихециальные листочки, окружающие основание ножки, постепенно длинно вытянутые в острый кончик (рис. 2, *6*); нижние короче, 1.8 мм длиной, 0.55 мм шириной, с немногими складками, с едва намечающейся, короткой, часто бурой, неясной жилкой, иногда расположен-

Рис. 1. *Drepanocladus lapponicus* (Norrl.) Z. Smirn. *1* — поперечный разрез стебля (увел. 125); *2* — стеблевой лист (увел. 20); *3* — стеблевой лист f. *major* (увел. 20); *4* — стеблевой лист f. *major* subf. *inundatus* (увел. 20); *5* — клеточная сеть последнего в верхней части листа (увел. 200); *6* — клетки средней части листа (увел. 200); *7* — клетки основания листа (увел. 200); *8* — углы основания листа (увел. 65); *9* — стеблевой лист f. *gigas* (увел. 20); *10* — его клеточная сеть (увел. 200). (Ориг.).

ной не по средней линии листочка; внутренние чуть не вдвое длиннее, 3—4 мм длиной и 0.9 мм шириной, глубоко продольно складчатые, почти без жилки, реже с тонкой, неясной жилкой из двух-трех рядов прозенхимных клеток, тогда как у *D. vernicosus* — жилка ясная, на верхних листочках, сильнее складчатых, мощная. Клеточная сеть внутренних перихециальных листочков образована из чрезвычайно длинных и широ-

ких клеток с клиновидными концами, 120—180 μ длиной, единично 114 μ длиной, и 6—10.5 μ шириной. Андроцеи не описаны.

Коробочка [1] на длинной, 5—8 см длиной, буро-желтой, внизу оранжевой [2] и только в самом низу красноватой, слабо влево или вправо закрученной ножке, менее блестящей, чем у *D. vernicosus* (рис. 2, *1*).

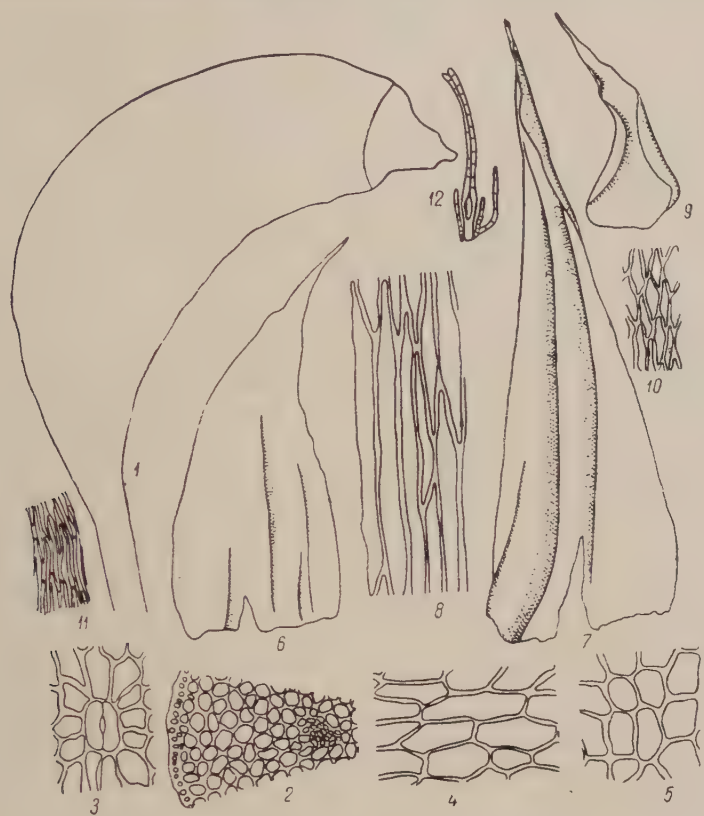


Рис. 2. *Drepanocladus lapponicus* (Norrl.) Z. Smirn. *1* — коробочка с крышечкой (увел. 17); *2* — поперечный разрез через ножку (увел. 142); *3* — устьице, окруженное клетками экзотеция (увел. 142); *4* — клетки экзотеция со спинки коробочки (увел. 142); *5* — клетки с брюшной стороны коробочки (увел. 142); *6* — наружный перихециальный листочек у основания ножки (увел. 23); *7* — внутренний перихециальный листочек (увел. 23); *8* — его клеточная сеть (увел. 267); *9* — перихециальный листочек молодого гинецея (увел. 23); *10* — клеточная сеть его основания (увел. 88); *11* — клеточная сеть его верхушки (увел. 88); *12* — архегонии с парафизами (увел. 40). (Ориг.).

Урночка коробочки 4 мм длиной и 1.5 мм шириной, светлобурая, слегка согнутая, гладкая, тусклая, в сухом состоянии слегка продольно складчатая, особенно к основанию ее, под устьем суженная.

---

[1] Описание коробочки привожу по экземпляру сборов Б. Н. Городкова (8235) из Тобольской губ., 1914 г.: бассейн Полуя, край зарастающего озерка, в воде (f. *inundatus*). Единственный экземпляр с обильными коробочками; кроме него, имеется еще один экземпляр f. *gigas* с одной коробочкой, также из Тобольской губ., собр. Иванцов, «Экскурсия Дмитриева-Садовникова».

[2] Оранжевую окраску ножек описывает также Санио (Sanio, 1885).

Клетки экзотеция значительно более крупные, чем у *D. vernicosus*, на спинной стороне удлиненные, ромбическо-прямоугольные, 60—95 μ единично 50 μ длиной, и 24—31 μ шириной, на брюшной — более короткие, почти округло-квадратные или коротко прямоугольные (рис. 2, *4*, *5*), тогда как у *D. vernicosus* на спинной стороне клетки более неправильные по форме, на брюшной — большей частью изодиаметрические, шестиугольные; основание коробочки с немногими устьицами, окруженными клетками экзотеция, радиально сходящимися к замыкательным клеткам (рис. 2, *3*), чего не наблюдается у *D. vernicosus*.

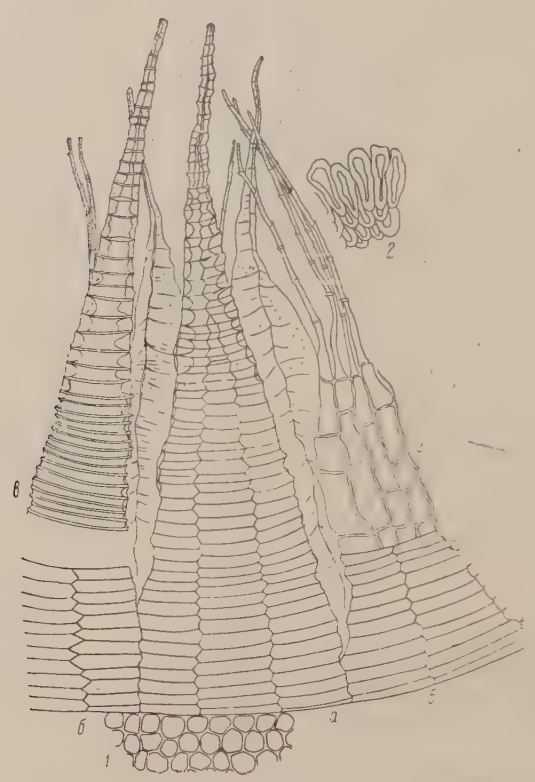


Рис. 3. *Drepanocladus lapponicus* (Norrl.) Z.Smirn. *1* — зубцы перистома; *а* — зубец экзостома с двумя разделительными линиями (снаружи), *б* — нижние части зубцов экзостома, видимых снаружи, *в* — часть зубца экзостома с внутренней стороны, *г* — внутренний перистом; *2* — часть трехрядного кольца (увел. 125). (Ориг.).

Крышечка бурая, не отличается по цвету от урночки, коническая, часто с перехватом повыше середины ее высоты, 0.9 мм в диаметре и 0.65 мм высотой.

Перистом обычного для рода *Drepanocladus* типа, но с некоторыми отклонениями в деталях (рис. 3, *1*).

Зубцы наружного перистома очень крупные, (0.68) — 0.73—0.76 мм длиной, и очень широкие у основания, 0.17—0.18 мм шириной, желто-оранжевые, приблизительно с половины высоты зубца кверху широко окаймленные (ниже кайма сходит на нет), густо и тонко папиллозные, с наружной стороны иногда из трех рядов пластинок, каждая около 16—24 μ высотой (ниже, чем у *D. vernicosus*).

Отростки внутреннего перистома 0.60—0.67 мм длиной, килеватые, светложелтые, большей частью непродырявленные, очень редко узко щелевидно продырявленные по килю, кверху быстро суживаются в узкий кончик, почти равный по толщине ресничкам, покрыты папиллами более длинными, чем у *D. vernicosus*; отростки разделены на членики (60 μ высотой) не столь ясно, как это наблюдается у последнего. Реснички по 3—4, светложелтые, 0.60—0.62 мм длиной, внизу более толстые и на двух-трех члениках узловатые, выше очень тонкие (6 μ толщиной), с небольшими боковыми отростками наверху каждого членика, густо покрыты довольно высокими папиллами (у *D. vernicosus* все реснички с сильно узловатыми члениками). Членики внизу — 67 μ, наверху — 31.5 μ длиной.

Колечко трехрядное, из узких, овальных, кверху слабо расширенных светложелтых клеток (рис. 3, *2*).

Споры округлые, 13.5—18 μ в диаметре, светложелтые со светлооранжевой оболочкой, покрытой тончайшими папиллами, видимыми лишь при сильном увеличении. Созревание спор в Сибири, по наблюдениям Арнелля, — в половине июля (12 VII, близ Курейки — частью уже высыпаются). 18 сентября все коробочки были найдены уже открытыми.

Примечание. Просмотрев материалы по роду *Drepanocladus* из различных районов СССР, мы пришли к убеждению, что указываемая в литературе «var. *lapponicus*» вовсе не «одна из пышных форм севера», как это считал Лимприхт, а самостоятельный вид, встречающийся особенно часто в Азиатской части Советского Союза от Амурской области до о. Котельного, где, кроме него, имеется и настоящий *D. vernicosus*. *D. lapponicus* представлен там, кроме типичной, еще несколькими формами, соединенными друг с другом переходами и являющимися несомненно лишь экологическими формами этого вида.

D. lapponicus по внешнему облику похож в своих бурых и зеленобурых формах на крупный *D. intermedius* (Lindb.) Warnst., главным образом на его f. *Cossonii* (Schimp.) Warnst., а в черно-красных и черно-фиолетовых — на крупный *D. revolvens* (Turn.) Warnst., чем и объясняется ряд ошибок в определениях этих двух видов. Кроме того, наиболее крупные формы его похожи и на *D. lycopodioides*.[1]

Однако по поперечному срезу стебля, лишенного наружной коры и центрального пучка, а также по полному отсутствию клеток ушков на углах основания стеблевых листьев, *D. lapponicus* легко отличается от всех вышеуказанных видов. Ошибки происходили именно из-за определения образцов без изучения поперечных срезов их стеблей.

Так, несомненно, что *Hypnum intermedium*, приводимый Диксоном для Торнео (Dixon, 1909, Швеция), был на самом деле *D. lapponicus*. Диксоном он характеризуется как очень изменчивый и часто похожий на *Hypnum vernicosum* по внешнему облику, по складчатости листьев и т. п.

Укажем признаки отличия *D. lapponicus* от *D. vernicosus*. Прежде всего у *D. lapponicus* отсутствует характерная для второго вида более или менее правильная перистость ветвления с горизонтально отходящими ветвями. *D. lapponicus*, напротив, в огромном большинстве случаев имеет совсем лишенные ветвей, простые побеги, верхушки которых, если и согнуты наверху, никогда не бывают столь крючковидны и массивны, как у *D. vernicosus*.

У *D. lapponicus* также не встречается столь характерная для *D. vernicosus* охряно-желтая окраска; напротив, для него характерен медно-красный или, вернее, бронзовый оттенок, который не наблюдается у *D. vernicosus*. Красная окраска у *D. vernicosus* имеется только в основании стеблевого листа в виде полоски из краснокрашенных клеток.

В типичных случаях даже форма стеблевых листьев этих двух близких видов заметно отличается. Так, у *D. lapponicus* листья широкие, с короткой, часто сложенной и вбок согнутой верхушкой; если в более влажных местообитаниях листья несколько удлиняются, то все же они заканчиваются туповатым кончиком с небольшим острием.

На поперечном срезе стебля у *D. lapponicus*, вообще более широком, чем у *D. vernicosus*, клетки основной ткани равномерно крупные, а кора развита слабо, местами всего из одного слоя клеток с крупным просветом, тогда как у *D. vernicosus* в основной ткани среди крупных

---

[1] Менкемейер высказывает даже предположение, что, может быть, var. *gigas* Lindb., которую он сам не видел, принадлежит к циклу форм *D. lycopodioides*.

клеток встречается много клеток значительно меньших размеров; кора же состоит обычно из двух рядов клеток, сильнее утолщенных, чем у *D. lapponicus*.[1]

Особенно интересно различие этих двух видов по строению перистома, описание которого приводится в литературе впервые.

При детальном исследовании перистома зрелой коробочки *D. lapponicus* f. *inundatus* (см. ниже) у него оказались следующие отличия от перистома *D. vernicosus*. Весь перистом *D. lapponicus* значительно крупнее. Зубцы наружного перистома наверху широко окаймленные, причем сами членики зубца глубоко выемчатые по краю, в то время как у *D. vernicosus* края их почти прямые. Зубцы часто — но не всегда — образованы, особенно внизу, тремя рядами пластинок.

Отростки внутреннего перистома наверху быстро суживаются в узкий кончик, тогда как у *D. vernicosus* они суживаются постепенно и имеют довольно широкие кончики. Членики отростков у *D. lapponicus* намечены неясно, в отличие от ясно отграниченных члеников у *D. vernicosus*.

Реснички у *D. lapponicus* только внизу на двух-трех члениках узловатые, выше они очень тонкие, без утолщенных узлов, с небольшим отросточком сбоку, на верхушке каждого членика (рис. 2, *12*).

У *D. vernicosus* — реснички до самого верха ясно узловатые, причем узлы эти достигают иногда большой ширины.

Весь перистом покрыт, как и у *D. vernicosus*, папиллами, но у *D. lapponicus* они более высокие, почему в профиль даже похожи на шипики.

Кроме того, перихециальные листочки, окружающие ножку, у *D. lapponicus* почти лишены жилки; если она и имеется, то очень короткая и окрашенная в бурый цвет и проходит иногда не по середине листа, у внутренних листочков — просто в виде неясной полоски из 2—3 рядов прозенхимных клеток, иногда не достигающих основания листа (не смешать с длинными продольными складками!); у *D. vernicosus* — жилка ясная, идущая чуть не до верхушки перихециального листа.

Поперечный разрез ножки также не одинаков у этих двух видов. Так, у *D. lapponicus* основная ткань ножки состоит из очень однородных, мелких, округло-квадратных клеток: центральный пучок из очень многих и мелких клеток; кора слабо развита и образована всего одним, реже двумя слоями клеток.

У *D. vernicosus* ножка имеет двух-трехслойную, очень утолщенную кору и более разнообразной формы клетки основной ткани, а центральный пучок — из более крупных клеток (в числе 6—7).

Клетки экзотеция *D. lapponicus* также сильно отличаются от таковых у *D. vernicosus*; у *D. lapponicus* все они много крупнее, на спинной стороне ромбическо-прямоугольные, удлиненные, на брюшной — более короткие, округло-квадратные до коротко прямоугольных, а у *D. vernicosus* на спинной — более неправильные до пятиугольных, с острыми концами, на брюшной — очень ровные, мелкие, шестиугольные.

Клетки, окружающие устьице, у *D. lapponicus* расположены вокруг замыкательных клеток радиально, а у *D. vernicosus* — параллельно замыкательным клеткам.

К этому надо добавить, что как у стеблевых, так и у перихециальных листьев *D. lapponicus* клеточная сеть значительно более узкая и длинная, чем у *D. vernicosus*.

---

[1] Гаген (Hagen, 1904) высказывался уже в 1904 г. о желательности анатомического исследования линдберговских разновидностей *majus*, *lapponicus* и *gigas* [Линдберг (Lindberg, 1879)].

Таким образом, различия между этими двумя видами хотя и мелкие, но многочисленные и устойчивые. Цикл изменчивости у каждого вида также свой, но имеются и параллельные формы.

Местонахождение. Встречается *D. lapponicus* в северных и арктических частях Европы и Азии по верховым болотам в воде мочажин и озерков, также по переходным и низинным болотам (лесным и осоково-гипновым), реже в заболоченных лесах, в низинах и в мочажинах бугристых тундровых болот. Погруженные формы встречаются по краям озер, в истоках речек и на сильно обводненных болотах тех же районов.

В настоящее время *D. lapponicus* известен из следующих районов СССР. **Аркт.:** Аркт. Евр. (редко), Аркт. Сиб. (часто), Анад. (единично); **Европ ч.:** Дв.-Печ. (часто), Прибалт. (единично), Лад.-Ильм. (довольно часто), Верх.-Волж. (единично); **Зап. Сиб.:** Обск. (часто), Верх.-Тоб. (редко); **Вост. Сиб.:** Енис. (редко), Лен.-Кол. (часто), Анг.-Саян. (редко); **Дальн. Восток:** Зее-Бур. (единично).

Бротерусом (Brotherus, 1923) он указан для Ладожской Карелии (Соанлахти), а его f. *gigas* — для Карельского перешейка и Ладожской Карелии.

Из просмотра гербария Отдела споровых растений БИН АН СССР выявилось, что наибольшее распространение *D. lapponicus* приходится на полосу между 57—69° с. ш., причем главная масса сборов падает на Сибирь. В работе Линдберга и Арнелля также дается ряд местонахождений этого вида в Сибири и все приблизительно из одной и той же полосы близ полярного круга: Мельница, Курейка, Игарка, Плахино и Дудинка.

Для Кольского полуострова Бротерус и Саэлан (Brotherus et Saelan, 1890) указывают var. *lapponicus* в группе мхов хвойных лесов и дубовых районов, отмечая и эту разновидность, и *Amblystegium vernicosum* (=*Drepanocladus vernicosus*) как встречающиеся повсюду.

Кроме того, в литературе имеются указания относительно var. *lapponicus* для бывшей Томской губ. в работах Н. И. Кузнецова (1915) и П. Н. Крылова (1924) для бывших Мариинского и Томского уездов.

Н. И. Кузнецов указывает, что var. *lapponicus* составляет основу мохового покрова в согре в области между реками Яя и Кия. Между реками Томь и Обь в густом моховом покрове гипновых болот, на их более старых площадях, отмечен как *D. vernicosus*, так и его var. *lapponicus*.[1]

D. lapponicus известен также из Швеции (f. *gigas*), из провинции Медельпад (Brotherus, 1923).

Найденные Гагеном в северной Норвегии (Hagen, 1904) уклонения от *Hypnum intermedium*, по словам автора, приближающиеся к *H. vernicosum* в особенности отсутствием у них удлиненных угловых клеток листа, представляют, несомненно, также *D. lapponicus*.

Для Финляндии типичная форма нашего вида приводится Бротерусом из шести местонахождений для трех округов, причем больше всего из Кемской Лапландии, а f. *gigas* указывается им для семи округов из 13 пунктов.

Благодаря большой амплитуде изменчивости вида, при общем просмотре экземпляров *D. lapponicus* и при их малом количестве может

---

[1] Var. *turgidus* (Jur.) Warnst., приводимая В. Н. Сукачевым (1906) для Федосихинского болота у ст. Бологое, повидимому, также представляет собою *D. lapponicus*. К сожалению, у нас нет этого экземпляра, а в работе не дано хотя бы краткого описания его.

получиться впечатление некоторой их неоднородности. Наиболее типичным образцом мы считаем № 197 из Забайкалья (южное побережье озера Байкала, окрестности станции Мурино, моховое болото, собр. В. И. Смирнов, 18 IX 1924, ster.!).

Перейдем теперь к рассмотрению изменчивости *D. lapponicus*.

Для СССР можно указать следующие его формы.

Как и у *D. vernicosus*, погруженные особи различных форм *D. lapponicus* приобретают некоторые общие черты, вызываемые водным образом жизни, сохраняя при этом также признаки исходной формы. Такие погруженные формы мы обозначаем как «ff. *inundatae*».

1. F. **inundatus** Z. Smirn. f. nova.

Plantae submersae, sat mollis, aureo-lutescentes vel purpureo-badiae, nitidae. Caulis elongatus, 13—20 cm longus, subsimplex vel rarius ramulum brevem emittens. Folia caulina 1.5—2.8 mm longa et 0.8—1.0 mm lata, elongato-lanceolata, patentia, paulo longitudinali plicata.

Эта погруженная форма типичного *D. lapponicus* имеет более удлиненные и более слабые побеги, 13—20 см длиной, золотисто-желтые, бронзово-блестящие, почти простые или с отдельными короткими боковыми веточками до 8 см длиной.

Листья удлиненно ланцетные, более вытянутые, чем у типичной формы, более мягкие и обвисающие, слабо продольно складчатые, 1.5—2.8 мм длиной и 0.8—1.0 мм шириной. Иногда подобные листья имеются и на нижних частях типичных экземпляров.

2. F. **violascens** Z. Smirn. f. nova.

Colore atro-violaceus a typicum differt.

Отличается от типичного *D. lapponicus* только лиловато-черной окраской, возможно, связанной с гумификацией болотных вод.

3. F. **gracilescens** Z. Smirn. f. nova.

Forma tenuissima; caulis tenuis, subsimplex. Folia caulina parvo plicata.

Наиболее мелкая во всех своих частях форма роста, с более тонкими, почти простыми стебельками и менее складчатыми листьями. Она близка к типичной и по окраске и по общему облику. Повидимому, она-то и была найдена Норлином (см. выше, стр. 403), наряду с нормальной «var. *lapponica*».

Встречается редко, в противоположность f. *gracilescens* от *D. vernicosus*; чаще в виде мелкой погруженной формы (f. *gracilescens* subf. *inundatus*).

4. F. **major** (Lindb. p. p.) Z. Smirn.

Syn.: *Amblystegium vernicosus* var. *major* Lindb. p. p., Musc. Scand., 1879, 33; *Drepanocladus vernicosus* var. *major* (Lindb.) Warnst., Laubm. II, 1906, 1020; *D. vernicosus* f. *major* (Lindb.) Moenkem. p. p., Laubm. Eur. IV, 1927, 772.

Exs. 1852, Girgensohn, Musci frondosi et hepatici exs., fasc. III, n° 102: в лесном болоте позади Техлефера (близ Тарту) — опр. как *Hypnum scorpioides* (2 экз., ster.!).

Forma majores, 7.5—10 cm longa, caulibus subramosis, apicibus valde falcatis. Folia caulina ad 4.30 mm longa et 1.45 mm lata, falcato-curvata, plicata. Costa ad basin circa 70—100 μ lata.

Более крупная, но не более высокая форма, 7.5—10 см высотой. Окраска и ветвление, как у типичной.[1]

---

[1] Варнсторф (Warnstorf, 1906) отождествляет var. *lapponicus* (Norrl.) Lindb. с var. *majus* (Lindb.) Warnst.

Стебель на поперечном разрезе 0.30—0.35 мм шириной, но клетки основной ткани мельче, чем у типа, 19—28 μ шириной.

Стеблевые листья крупные, 2.85—4.30 мм длиной и 1.0—1.45 мм шириной, серповидно согнутые, вогнутые, складчатые. Жилка довольно мощная, 0.07—0.10 мм шириной у основания (рис. 1, *3*).

Встречается реже основной формы.

F. **major** subf. **inundatus** (Moenkem. p. p.) Z. Smirn.

Syn.: *Drepanocladus vernicosus* f. *major* subf. *inundata* Moenkem. p. p., l. c.

Forma submersa, longissima, 20—35 cm longa. Surculus crassus, viridi-luteus, nitens, sat ramosus. Folia caulina ad 4.6 mm longa et ad 1.3 mm lata, molles, falcato-curvata. Cellulae 52.5—75 μ longae.

Самая длинная из всех форм *D. lapponicus* — 20—35 см длиной. Побеги толстые, зеленовато-желтые, блестящие, с более сильным ветвлением. Стеблевые листья до 4.6 мм длиной и до 1.3 мм шириной, мягкие, серповидно согнутые. Жилка — как у непогруженной формы. Клеточная сеть листа из очень длинных клеток, 52.5—75 μ длиной (рис. 1, *4*).

Встречается только в воде озер или мочажин, довольно часто, особенно в Амурской области. Часто принимается за следующую форму.

5. F. **gigas** (Lindb.) Z. Smirn. comb. nova.

Syn.: *Amblystegium vernicosum* var. *gigas* Lindb., Musc. Scand., 1879, 33; *Drepanocladus vernicosus* var. *gigas* (Lindb.) Warnst., Laubm. II, 1906, 1021.

Surculus 5 mm crassus, viridi-fuscus vel purpureo-viridis. Folia caulina 4.0—6.3 mm longa et 1.3—2.5 mm lata, ovalia, falcato-curvata. Costa ad basin 20—22 μ lata. Cellulae 100—216 μ longae.

Наиболее крупная форма, повидимому, самая мощная из всех форм также и других видов рода *Drepanocladus*.

Побеги толстые, 5 мм толщиной, зеленовато-бурые или красновато-зеленые, с согнутыми верхушками. Стеблевые листья 4.0—5.8 и до 6.3 мм длиной, 1.3—2.5 мм шириной, у основания несколько у́же, 1—1.4 мм шириной, широко овальные, с вытянутой верхушкой, серповидно согнутые, складчатые. Жилка очень мощная, 0.20—0.22 мм шириной при основании. Клеточная сеть из крупных, вытянутых клеток, 100—216 μ длиной и 7.2—9.6 μ шириной (рис. 1, *9*, *10*).

Коробочка 3.5 мм длиной и 1.3 мм (у устья 1.1 мм) толщиной, на длинной, 7 см высотой, ножке, оранжево-желтой, только над черноокрашенным основанием красноватой, при высыхании внизу извилистой. Перистом — как у типичной формы.

По внешнему облику весьма сильно напоминает *D. lycopodioides* и часто так и определяется; однако по срезу стебля и по отсутствию ушков у стеблевых листьев резко от него отличается. По внешности не имеет ничего общего с *D. vernicosus*, близость же его к *D. lapponicus* сразу чувствуется по блеску его листьев и по их красноватому оттенку.

Несмотря на столь крупные размеры, связь этой «гигантской» формы с *D. lapponicus* несомненна, так как мы имеем один экземпляр сборов Б. Н. Городкова с о. Котельного, на котором от типичного побега внизу отходит боковой побег, очень мощный, близкий к f. *gigas*.

Редкая форма,[1] встречается в СССР почти исключительно в воде озер в Сибири (между 66 и 76° с. ш.).

---

[1] Следует указать, что экземпляры *D. gigas* Mikut. не относятся к *D. lapponicus*. Это — всё крупные формы *D. vernicosus*. Что же касается форм «*gigas*» Туомикоски (Tuomikoski, 1939), то весьма возможно, что эти мощные и очень скудно разветвленные экземпляры из Куусамо следует отнести не к *D. vernicosus*, а к f. *gigas* или f. *major* от *D. lapponicus*.

Бротерусом (Brotherus, 1923) указана для Карельского перешейка из Усикирко, Пюхяярви (теперь Отрадное) и Саккола (теперь Громово) и для Ладожской Карелии из Куркийоки.

Впервые она была собрана Лундстремом (Lundstroem) в 1875 г. (Lindberg et Arnell, 1890) на Енисее близ с. Вершинского и определена Санио как *Hypnum lycopodioides* α *genuinum* (ster.!).

Кроме того, известны переходные формы от f. *major* к f. *gigas* из Арктической Европы — с низовьев Печоры (С. Тазьба!), и из Арктической Сибири — с о. Котельного (Б. Н. Городков!).

Местонахождение. **Аркт.:** Аркт. Сиб.: Центр. часть зап. Таймыра, р. Мамонтовая, дно озера, собр. Тихомиров и Уваров, 30 VIII 1949 (2 экз., ster.!); о. Котельный, вместе с f. *major*, собр. Б. Н. Городков, VI 1947 (ster.!); Анад.: басс. р. Белой, низовья р. Ин-

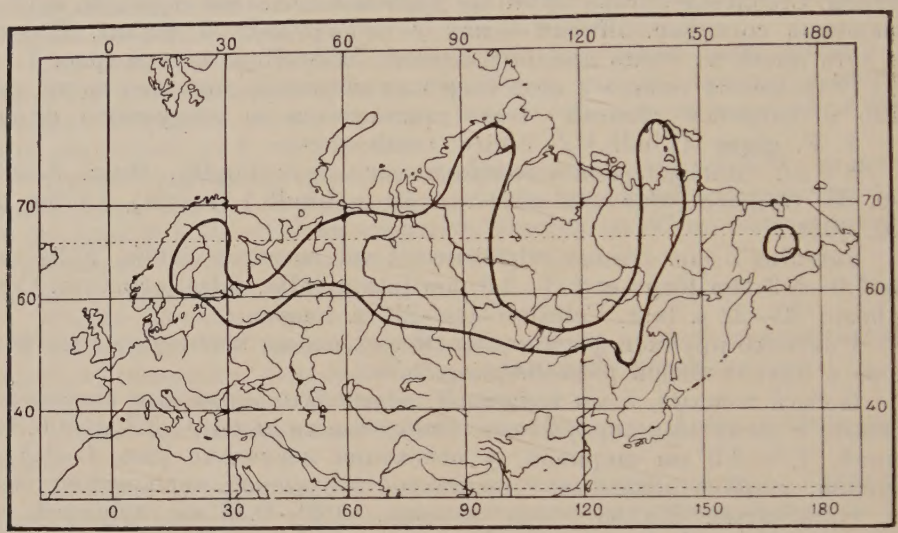


Рис. 4. Ареал *Drepanocladus lapponicus* (Norrl.) Z. Smirn.

муам, мелкобугристая тундра близ берега, низины между буграми, собр. В. Б. Сочава, 6 VIII 1929 (ster.!); **Зап. Сиб.:** Обск. Ямало-Ненецкий Нац. Округ, долина р. Надыма, в 70 км выше устья, на торфянике по мелким озерам, собр. Иванцов, «экскурсия Гр. Дмитриева-Садовникова», 2 III 1916 (2 экз., один из них с одной коробочкой!); **Вост. Сиб.:** Енис., р. Енисей, бл. с. Вершинского, собр. Лундстрем, 5 IX 1875 (ster.!).

Арнеллем (Arnell, 1913) приводится еще для Тазар и Булкура в долине р. Лены (Лен.-Кол.) по сборам Нильсон-Эле.[1]

Кроме того, эта форма имеется в гербарии из Финляндии из сборов Чильмана (Kihlman), 1877 г. (Tavastia australis). Экземпляр этот не столь типичен, как образцы из СССР. Он был определен Линдбергом как *Hypnum lycopodioides* (ster.).

Бротерусом f. *gigas* указана для семи районов Финляндии и для провинции Медельпад в Швеции.

6. F. **angustifolius** Z. Smirn. f. nova.

Forma foliis angustis, apicibus angusti-elongatis et reti cellulari porosiore.

---

[1] Как f. *gigas* от *Amblystegium vernicosum*.

F. *angustifolius* обнаружена нами в сборах Б. Н. Городкова с о. Котельного. Она отличается узкими, с узко вытянутыми верхушками, стеблевыми листьями и более пористой клеточной сетью. Впрочем, более вытянутые верхушки отмечены на о. Котельном и у листьев f. *major* и f. *gigas*, которые имеют здесь и более пористую клеточную сеть, чем в более южных местонахождениях.

Прилагаем карту ареала *D. lapponicus*, составленную на основании имеющихся в нашем распоряжении материалов (рис. 4). Из нее видно, что это евразиатский бореальный вид. Отсутствие его в некоторых частях Азиатской части СССР мы относим за счет неполноты бриологических сборов из этих мест.

В заключение считаю своим долгом выразить благодарность проф. Л. И. Савич-Любицкой за просмотр рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Крылов П. Н. Материал к флоре споровых растений Алтая и Томской губ. I. Листостебельные мхи. Musci frondosi. Изв. Томск. унив., т. 75, Томск, 1924, стр. 39.

Кузнецов Н. И. Материалы по исследованию почв и растительности в ср. ч. Томск. губ. Тр. Почв.-бот. экспед. по исслед. колонизац. район. Аз. России. Ч. II. Бот. исслед., 1912, Пгр., 1915, вып. 2, стр. 34—35, 105.

Сукачев В. Н. Материалы к изучению болот и торфяников Озерной области. Список мхов, собранных на Федосихинском болоте. Тр. Биолог. станции СПб. общ. естествоисп., II, СПб., 1906, стр. 161—262.

Arnell H. W. Zur Moosflora des Lena-Tales. Ark. f. Botanik, 13, 2, 1913, p. 73.

Brotherus V. F. Die Laubmoose Fennoskandias. Helsingfors, 1923, p. 475.

Brotherus V. F. et Saelan Th. Musci Lapponiae Kolaënsis. Acta Soc. F. Fl. Fenn. IV, 4, Helsingfors, 1890, p. 27.

Dixon H. N. A contribution to the Bryology of Tornean Lapland with a discussion on the relationship of Mnium hymenophylloides. Rev. bryolog., 3, Paris, 1909, p. 62.

Hagen I. Musci Norvegiae borealis. Tromsø Museum Aarshefter, 21, & 22, Throndhjem, 1904, p. 321.

Jensen C. Skandinaviens Bladmossflora. København, 1939, p. 460.

Limpricht K. G. Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, IV, Abt. III, Leipzig, 1904, p. 378.

Lindberg S. O. Musci Skandinavici. Upsala, 1879, p. 33.

Lindberg S. O. et Arnell H. W. Musci Asiae borealis, II, Laubmoose, Stockholm, 1890, p. 121.

Moenkemeyer W. Die Laubmoose Europas, IV, Leipzig, 1927, p. 772.

Norrlin J. P. Öfversigt af Torneå (Muonio) och angränsande delar af Kemi Lappmarkers mossor och Lafvar. Notiser Sällskapets F. Fl. Fenn. Förhandl. Fenn., Helsingfors, XIII, 1871—1874, p. 293.

Renauld F. in Husnot «Muscologia Gallica», II, Paris, 1894, p. 390.

Roth G. Uebersicht ueber die europäischen Drepanocladen, einschliesslich der neueren Formen, Hedwigia, 48, Dresden, 1909, p. 154.

Sanio C. Beschreibung der Harpidien, welche vornehmlich von Dr. Arnell während der schwedischen Expedition nach Sibirien im Jahre 1876 gesammelt wurden. Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps Akad. Handlingar, Bd. 10, Stockholm, 1885, p. 43.

Tuomikoski R. Materialen zu einer Laubmossflora des Kuusamo—Gebietes, Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fen. Vanamo, 12, 4, Helsinki, 1939, p. 76.

Warnstorf C. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Laubmoose, II, Leipzig, 1906, p. 1019.

Ботанический институт Академии Наук СССР
Отдел споровых растений
Ленинград
Песочная 2

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Е. К. Косинская. Десмидиевые, мезотениевые и гонатозиговые водоросли окрестностей г. Валдая 5

М. А. Литвинов, В. Н. Гиренко, М. И. Голанд и Н. Н. Барковская. Применение люминесцентного анализа к изучению видовых особенностей микроскопических грибов рода Aspergillus Mich . . . 45

О. П. Низковская. Образование антибиотического вещества грибом Verticillium lateritium (Fr.) Rabh. в зависимости от условий культивирования 49

О. П. Низковская. Распространение антагонистических свойств среди грибов из рода Aspergillus Mich. 53

М. А. Литвинов и Л. Б. Борисов. Материалы по экспериментальному изучению антибактериальных свойств у высших базидиальных грибов 59

М. А. Литвинов. Материалы к изучению хитридиевых грибов пресных вод Латвии 73

Н. А. Черемисинов. Болезни корня кок-сагыза 85

К. С. Сергеева. Ржавчина клевера и люцерны 109

Т. Л. Николаева. Виды Irpex и Hirschioporus Европейской части Союза ССР и Кавказа 179

В. Я. Частухин и М. А. Николаевская. Исследования по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и полезащитных лесных полосах 201

В. Ф. Купревич, М. А. Литвинов, Е. Н. Моисеева, К. А. Рассадина и В. П. Савич. Лишайники как источник антибиотиков 327

А. Л. Абрамова и И. И. Абрамов. К систематике Scleropodium ornellanum (Mol.) Mol. 357

А. Л. Абрамова и И. И. Абрамов. Материалы к флоре печеночных мхов Юго-Осетии 375

З. Н. Смирнова. Новый вид рода Drepanocladus (C. Müll.) Roth — Drepanocladus lapponicus (Norrl.) Z. Smirn. 403

Утверждено к печати Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР

*

Технический редактор *А. В. Смирнова*. Корректор *К. С. Тверитинова*

*

РИСО АН СССР № 4—29В. М—32885. Подписано к печати 8/VI 1953 г. Бумага 70 × 108/16. Бум. л. 13. Печ. л. 35.62. Уч.-изд. л. 35.69 +1 вкл. (0.09 уч.-изд. л.). Тираж 2000. Зак. 719. Номинал по прейскуранту 1952 г. 26 р. 70 к.

1-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Ленинград, В. О., 9 л., д. 12